Postverlagsort Berlin

ZEITSCHRIFT
FÜR
VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE

BEGRÜNDET VON

K. v. FRISCH UND A. KÜHN

HERAUSGEGEBEN VON

K. v. FRISCH
MÜNCHEN

E. v. HOLST
SEEWIESEN/OBB.

H. H. WEBER
HEIDELBERG

44. BAND, 1. HEFT

MIT 60 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 14. DEZEMBER 1960)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1960

Z. vergl. Physiol.

Preis DM 39.80

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. E. von Holst, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen/Obb. über Starnberg,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg
Neuenheimer Landstraße 28—30
Fernsprecher 27901 · Fernschreiber 04-61 723

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301 · Fernschreiber 01-83 319

---

44. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 1. Heft

Seite

Schneider, H., u. F. P. Möhres, Die Ohrbewegungen der Hufeisenfledermäuse (*Chiroptera, Rhinolophidae*) und der Mechanismus des Bildhörens. Mit 13 Textabbildungen 1

Al-Gauhari, A. E. I., Die Widerstandsfähigkeit der Tauben gegen Insulin im Zusammenhang mit den α-Zellen der Langerhansschen Inseln. Mit 9 Textabbildungen 41

Huber, F., Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirnes bei der Fortbewegung und der Lauterzeugung der Grillen. Mit 38 Textabbildungen 60

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 1—40 (1960)

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen

DIE OHRBEWEGUNGEN DER HUFEISENFLEDERMÄUSE *(CHIROPTERA, RHINOLOPHIDAE)* UND DER MECHANISMUS DES BILDHÖRENS

Von

HANS SCHNEIDER und FRANZ PETER MÖHRES

Mit 13 Textabbildungen

(Eingegangen am 3. September 1960)

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Einleitung 1
B. Material und Methodik 3
C. Der Ablauf der Ohrbewegungen 4
D. Der Bewegungsapparat der Ohrmuscheln 8
Die Muskulatur 9
I. Die Platysma-Sphincter-Gruppe 9
II. Die Ohrmuskeln 12
Die Innervierung der Ohrmuskulatur 21
E. Die Rolle der Ohrbewegungen im Mechanismus der Schallpeilung 26
I. Zielversuche 27
II. Hindernisversuche 29
F. Diskussion der Ergebnisse 34
Zusammenfassung 38
Literatur 39

A. Einleitung

Die Fähigkeit der Fledermäuse, ihre Umgebung durch eine Schallpeilung zu erkennen, erschöpft sich nicht nur in einer groben Wahrnehmung großer Hindernisse, sondern liefert, wie das Studium der Orientierung dieser Tiere zeigte (GRIFFIN u. GALAMBOS 1941, DIJKGRAAF 1946, MÖHRES 1953, GRIFFIN 1958, GRINNELL u. GRIFFIN 1958), ein wohlgegliedertes, einzelheitenreiches Bild der Umgebung. In Analogie zum Bildsehen im optischen Bereich, darf man diese akustische Gegenstandswahrnehmung kurz als Bildhören bezeichnen. Die experimentelle Erforschung dieses Bildhörens, das sich in ähnlicher, wenn auch nicht in gleich vollkommener Weise auch bei anderen Tieren zu finden scheint (GRIFFIN 1953, NOVICK 1959, MEDWAY 1959), legt eine Fülle von allgemeinen und speziellen Problemen frei, die in der Frage gipfeln, nach welchen Gesetzmäßigkeiten der Mechanismus des Bildhörens die dreidimensionale Ordnung der Außenwelt als eindimensionale zeitliche Ordnung eines Hörvorganges abbildet.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. E. von Holst, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen/Obb. über Starnberg,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg
Neuenheimer Landstraße 28—30
Fernsprecher 27901 · Fernschreiber 04-61723

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301 · Fernschreiber 01-83319

---

44. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 1. Heft

Seite

Schneider, H., u. F. P. Möhres, Die Ohrbewegungen der Hufeisenfledermäuse (*Chiroptera, Rhinolophidae*) und der Mechanismus des Bildhörens. Mit 13 Textabbildungen 1

Al-Gauhari, A. E. I., Die Widerstandsfähigkeit der Tauben gegen Insulin im Zusammenhang mit den α-Zellen der Langerhansschen Inseln. Mit 9 Textabbildungen 41

Huber, F., Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirnes bei der Fortbewegung und der Lauterzeugung der Grillen. Mit 38 Textabbildungen 60

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 1—40 (1960)

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen

DIE OHRBEWEGUNGEN DER HUFEISENFLEDERMÄUSE *(CHIROPTERA, RHINOLOPHIDAE)* UND DER MECHANISMUS DES BILDHÖRENS

Von

HANS SCHNEIDER und FRANZ PETER MÖHRES

Mit 13 Textabbildungen

(Eingegangen am 3. September 1960)

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Einleitung 1
B. Material und Methodik 3
C. Der Ablauf der Ohrbewegungen 4
D. Der Bewegungsapparat der Ohrmuscheln 8
Die Muskulatur 9
I. Die Platysma-Sphincter-Gruppe 9
II. Die Ohrmuskeln 12
Die Innervierung der Ohrmuskulatur 21
E. Die Rolle der Ohrbewegungen im Mechanismus der Schallpeilung 26
I. Zielversuche 27
II. Hindernisversuche 29
F. Diskussion der Ergebnisse 34
Zusammenfassung 38
Literatur 39

A. Einleitung

Die Fähigkeit der Fledermäuse, ihre Umgebung durch eine Schallpeilung zu erkennen, erschöpft sich nicht nur in einer groben Wahrnehmung großer Hindernisse, sondern liefert, wie das Studium der Orientierung dieser Tiere zeigte (GRIFFIN u. GALAMBOS 1941, DIJKGRAAF 1946, MÖHRES 1953, GRIFFIN 1958, GRINNELL u. GRIFFIN 1958), ein wohlgegliedertes, einzelheitenreiches Bild der Umgebung. In Analogie zum Bildsehen im optischen Bereich, darf man diese akustische Gegenstandswahrnehmung kurz als Bildhören bezeichnen. Die experimentelle Erforschung dieses Bildhörens, das sich in ähnlicher, wenn auch nicht in gleich vollkommener Weise auch bei anderen Tieren zu finden scheint (GRIFFIN 1953, NOVICK 1959, MEDWAY 1959), legt eine Fülle von allgemeinen und speziellen Problemen frei, die in der Frage gipfeln, nach welchen Gesetzmäßigkeiten der Mechanismus des Bildhörens die dreidimensionale Ordnung der Außenwelt als eindimensionale zeitliche Ordnung eines Hörvorganges abbildet.

Man wird nicht erwarten können, anders als nur Schritt für Schritt in die höchstverwickelten Zusammenhänge einzudringen, vor allem auch deshalb, weil es sich beim Bildhören der Fledermäuse um eine Fähigkeit handelt, von der wir Menschen höchstens Ansätze besitzen. Mögen solche Ansätze auch bei Blinden durch den Fortfall des Geruchsinnes stärker entwickelt sein, so bleibt dies doch weit von einer wirklichen Kompensation des Sehverlustes entfernt. Gerade aber ein solcher vollwertiger Ersatz des Sehvermögens wird, wie auch die vorliegende Arbeit wieder zeigen wird, durch die Ausbildung der Ultraschallpeilung bei den Fledermäusen erreicht. Bei den meisten Arten sind sehende oder am Sehen gehinderte Tiere gleich leistungsfähig.

Für ein weiteres Eindringen in die funktionellen Zusammenhänge des Bildhörens sind Hufeisennasen aus vielerlei Gründen besonders geeignet. Hinsichtlich der Ausprägung der Ultraschall-Orientierung nimmt die Familie der Hufeisennasen (*Rhinolophidae*[1]) innerhalb der Chiropteren eine ganz besondere Stellung ein. Wie frühere Untersuchungen (MÖHRES 1951, 1953) gezeigt haben, weicht die Ultraschallpeilung der Hufeisennasen in den wesentlichen Punkten so weit von der bis dahin vor allem untersuchten Ortung der Verspertilioniden (Glattnasenfledermäuse) ab (GRIFFIN u. GALAMBOS 1941, GALAMBOS u. GRIFFIN 1942, DIJKGRAAF 1943, 1946), daß man berechtigt ist, dem Vespertilionidentypus der Ultraschallpeilung einen Rhinolophidentypus gegenüberzustellen (MÖHRES 1953).

Die Orientierungslaute der Hufeisennasen sind sehr reine Töne von artlich verschiedener Höhe (in geringerem Maße ist die Frequenz auch bei den Individuen einer Art etwas verschieden), die im Kehlkopf erzeugt und ausschließlich durch die Nasenlöcher ausgesendet werden. Dabei wirkt das „Hufeisen", der untere muschelförmige Teil des für die Rhinolophiden so kennzeichnenden Nasenaufsatzes, als Richtstrahler, der die ausgesandten Ultraschallwellen bündelt. Die Richtstrahlwirkung des Hufeisens ist, da seine Öffnung vergrößert oder verengert werden kann, veränderlich: Durch enge Bündelung können größere Entfernungen überbrückt werden. In dieser Richtstrahlerwirkung liegt zusammen mit der überraschend hohen Intensität der Orientierungslaute der Grund für die erstaunlich hohe Reichweite der Ultraschallpeilung, welche die der Vespertilioniden um ein Mehrfaches übersteigt. Im Gegensatz zu den Vespertilioniden — und auch der Mehrzahl der übrigen bisher

[1] WEBER (1928) hat die Gattungen *Rhinolophus* und *Hipposideros* in die Familie *Rhinolophidae* mit den Unterfamilien *Rhinolophinae* (Gattung *Rhinolophus*) und *Hipposiderinae* (Gattung *Hipposideros*, *Asellia* u. a.) eingereiht. Im Titel der früheren Arbeit (MÖHRES 1953) war diese Einteilung übernommen worden. SIMPSON (1945) hat auf Grund der beträchtlichen Unterschiede WEBERS Unterfamilien zu Familien erhoben, und wir sind ihm hierin gefolgt.

untersuchten Fledermausfamilien — ist bei den Rhinolophiden die Ultraschallpeilung mit sehr kennzeichnenden, äußerst verwickelt und schnell ablaufenden Ohrbewegungen verknüpft. Vergleichbare, aber wesentlich einfachere Bewegungen der Ohrmuscheln beim Peilen finden sich nur noch bei den naheverwandten Hipposideriden (Möhres u. Kulzer 1955, 1956, Schneider 1961). Da diese Ohrbewegungen regelmäßig und ausnahmslos mit der Aussendung von Peillauten einsetzen und bei Tieren aussetzen, die durch Verschließen oder Abdecken der Nasenlöcher an der ungestörten Aussendung von Ultraschallauten gehindert sind, so dürfte ihnen eine wichtige funktionelle Rolle im Bildhörsystem zukommen.

In der vorliegenden Arbeit sollte die Bedeutung dieser Ohrbewegungen im Gefüge des Bildhörens durch Ausschaltversuche unter gleichzeitiger Kontrolle der Leistungsfähigkeit der Orientierung zu klären versucht werden. Die Arbeit baut auf der schon früher gegebenen ersten Analyse und hypothetischen Deutung der Zusammenhänge auf (Möhres 1953) und unternimmt es, die damaligen Ergebnisse zu überprüfen, zu erweitern und die frühere Arbeitshypothese kritisch fortzuentwickeln.

Hierbei versuchten wir zunächst, den Ablauf der Ohrbewegungen genau zu erfassen. In einem zweiten Arbeitsabschnitt wurde die Muskulatur des äußeren Ohres und seine Innervierung untersucht. Damit war die Grundlage für den dritten Abschnitt gelegt: Einzelne oder alle ohrbewegenden Muskeln wurden durch Abtrennung der zugehörigen Nerven stillgelegt und das Orientierungsverhalten und die Leistungsfähigkeit der Orientierung so operierter Tiere mit normalen Tieren bzw. den operierten Tieren vor der Operation verglichen. Dementsprechend umfaßt die Arbeit einen morphologischen und zwei physiologische Hauptabschnitte, die jedoch eng miteinander verknüpft sind[1].

B. Material und Methodik

Als Untersuchungsobjekt diente die Große Hufeisennase (*Rhinolophus ferrum-equinum* Schreb.). Angaben über die Haltung von Fledermäusen finden sich bei Möhres (1949) und Orr (1958).

Wichtig für unsere Versuche war vor allem die volle Erhaltung der Flugfähigkeit und Fluggewandtheit. Die Tiere konnten Tag und Nacht frei im Versuchsraum (4,5 × 3,4 m, 2,7 m Höhe) umherfliegen. Sie machten von dieser Möglichkeit reichlich Gebrauch und kehrten nur zur Ruhe in den Käfig zurück. Das dauernde Wohlbefinden von Fledermäusen ist von einer gewissen Vielfalt der Nahrung abhängig, da Fledermäuse für Mangelkrankheiten recht anfällig sind. Als Ergänzung zu den als Grundfütterung verabreichten Mehlwürmern haben sich Larven und Imagines der Hausgrille (Acheta domesticus) ausgezeichnet bewährt. Die Grünfutter verzehrenden Grillen liefern offensichtlich den Fledermäusen wichtige Zusatzstoffe, die den Mehlwürmern, auch wenn diese mit Nährhefe angezogen werden (Möhres 1948), fehlen. Gute Erfahrungen haben wir auch mit dem von

[1] Die Arbeit wurde ermöglicht durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft, der wir für ihre Unterstützung danken.

ORR (1958) empfohlenen Vitamingemisch (Stuart formula liquid — Erzeugnis der Stuart Comp. Pasadena, California) gemacht.

Da die Große Hufeisennase bei uns recht selten ist, beschafften wir uns die notwendigen Versuchstiere aus dem Ausland, vornehmlich aus Winterquartieren in Jugoslawien und Österreich[1].

Zur Erfassung des Ablaufes der Bewegungen der Ohrmuscheln wurden Filmaufnahmen gemacht. Eine Bildgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec reichte aus, um die Komponenten des verwickelten Bewegungsablaufes zu erkennen. Einzelheiten wurden durch Teilbildanalyse und Teilbildvergleich erschlossen.

Die anatomische Präparation wie auch die späteren operativen Eingriffe erfolgten unter dem Zeiss'schen Operationsmikroskop. Zur Vorbereitung der Operationen wurde das Operationsfeld enthaart (handelsübliches Enthaarungsmittel). Die Narkose erfolgte durch Injizieren einer 8%igen Urethanlösung subcutan auf der Rückenseite. Gewöhnlich reichte $^1/_4$ cm^3 = 20 mg für eine tiefe Narkose aus. Nach etwa 60—90 min war die Betäubung genügend fortgeschritten, daß mit dem Eingriff begonnen werden konnte. Das Tier lag dabei auf einem nach allen Seiten dreh- und kippbaren Operationstisch. Zum Verschließen der Operationswunde verwendeten wir Michel-Klammern (7,5 × 1,75 mm) oder Seide. Die Wundstellen heilten im allgemeinen gut, es war aber ratsam, die Klammern erst nach etwa 8 Tagen zu entfernen, da die Tiere sonst beim Putzen ihres Felles die Wunden erneut aufrissen. Gewöhnlich erwachten die Tiere aus der Narkose nach 4—5 Std, waren aber noch lange Zeit sehr benommen. In diesem Stadium mußten sie gefüttert und mit der Pipette getränkt werden, da sie sonst den Eingriff nicht überstanden. Erst nach 24 Std begannen die Versuchstiere wieder zu fliegen und sich zu putzen.

Die vielfältige und wechselnde Methodik der Verhaltensexperimente zur Kontrolle der Leistungsfähigkeit des Orientierungsvermögens ist in Kapitel E in Verbindung mit den zugehörigen Versuchen behandelt.

C. Der Ablauf der Ohrbewegungen

Ob eine Hufeisennase Orientierungslaute aussendet oder nicht, läßt sich am Auftreten oder Fehlen der Ohrbewegungen feststellen. Ihr Einsetzen ist das unmittelbar sichtbare Zeichen der Tätigkeit des Bildhörmechanismus. Beide Ohrmuscheln führen dabei ständig schnelle und verwickelte Bewegungen aus, deren Ablauf im einzelnen dem menschlichen Auge nicht voll erkennbar ist. Für die exakte Analyse ist es daher unerläßlich, Zeitlupenaufnahmen zu machen. Erste, auf solche Weise gewonnene Angaben über Bewegungsweise und Gestaltänderungen der Ohrmuscheln finden sich bei MÖHRES (1953). Wenn eine Hufeisennase wach ist, kontrolliert sie ihre Umgebung durch Ultraschallpeilung laufend, wenn auch mit unterschiedlicher Aufmerksamkeit. Sie hängt sich dazu fast immer allseitig frei auf und tastet die Nachbarschaft mit ihrem Ultraschallkegel schnell und regelmäßig ab (Abb. 1). Durch Drehen in den Fußgelenken wendet sich das Tier in ständigem Wechsel nach rechts und links, wobei der Kopf zusätzliche Peilbewegungen ausführt. So wird das aus dem Hufeisen kommende Ultraschallbündel über einen

[1] Frau Prof. BEATRICA DJULIC, Zagreb, und Herrn Dr. OTTO KEPKA, Graz, danken wir herzlich für ihre Hilfe.

bestimmten Sektor der Umgebung geführt. Dieser Sektor kann klein sein; er kann aber auch im Extremfall einen großen Teil des umgebenden Raumes erfassen, wenn das Tier seinen Körper durch Überkreuzen der Beine um 360° dreht und auch mit dem Kopf maximale Auf- und Abwärtsbewegungen ausführt. Die Orientierungslaute spiegeln in ihrer Intensität und Folge den Grad der Aufmerksamkeit des Tieres. Wenn das Tier sich ungestört in einer ihm schon wohlbekannten Umgebung aufhält, sind die Orientierungslaute nur mäßig stark, die Intervalle zwischen den einzelnen Lauten sind lang. Schon geringfügige Veränderungen in der Umgebung, ein ungewohntes Geräusch oder ein sich bewegender Gegenstand, erregen lebhaftes Interesse: Die Orientierungslaute werden intensiv und folgen fast pausenlos. Eine solche Änderung der Aufmerksamkeit spiegelt sich deutlich in den Ohrbewegungen: Ihr Ablauf wird außerordentlich beschleunigt, und sie wiederholen sich in dichter Folge. Der Rhythmus der Orientierungslaute und der Ablauf der Ohrbewegungen sind augenscheinlich koordiniert.

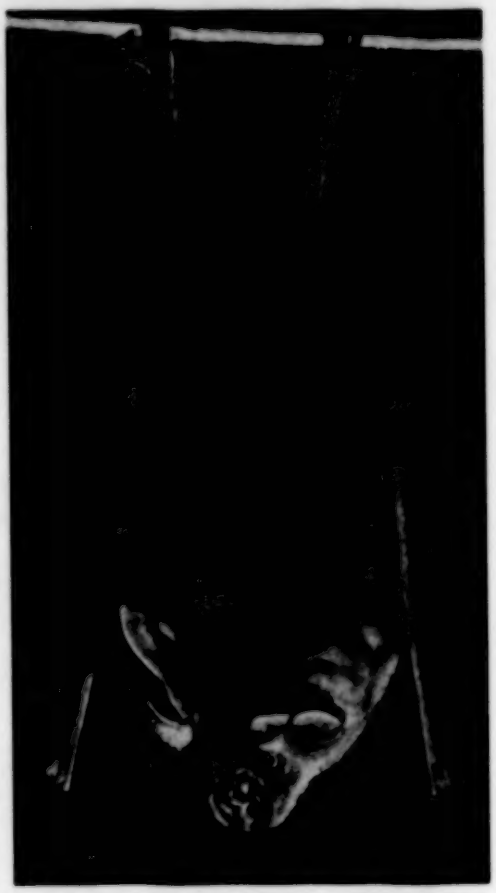


Abb. 1. Peilende Große Hufeisennase. Linke Muschel in Vorder-, rechte in Rückstellung

Obwohl der Bewegungsablauf verwickelt ist, läß doch schon die bloße Beobachtung erkennen, daß ein in sich geordnetes Geschehen vorliegt. Beide Ohrmuscheln arbeiten ständig zusammen, allerdings bewegen sie sich fast immer alternierend. Bewegt sich die eine nach vorn, so geht gleichzeitig die andere nach hinten. Das wiederholt sich in ständigem Wechsel (Abb. 2).

Die Schnelligkeit, mit der bei einem intensiv peilenden Tier die Ohrbewegungen ablaufen, ist überraschend. Maximal können die Ohren in einer Sekunde fünf- bis sechsmal vor und zurück bewegt werden. Das Tempo ist jedoch je nach der Orientierungssituation verschieden.

In der jeweiligen Vorderstellung einer Ohrmuschel ist ihre Längsachse (von der Spitze zur Basis) schräg, die Öffnung leicht nach der Seite gerichtet. Sie verharrt in dieser Stellung kurze Zeit, dann schließt die

Rückwärtsbewegung an. Dabei wird die Muschel gleichzeitig nach außen gedreht, so daß ihre Öffnung in der Rückstellung seitlich gerichtet ist. Die Bewegung nach vorne und hinten und umgekehrt erfolgt äußerst rasch. Selbst bei einer Bildgeschwindigkeit von 76—80 Bildern/sec sind

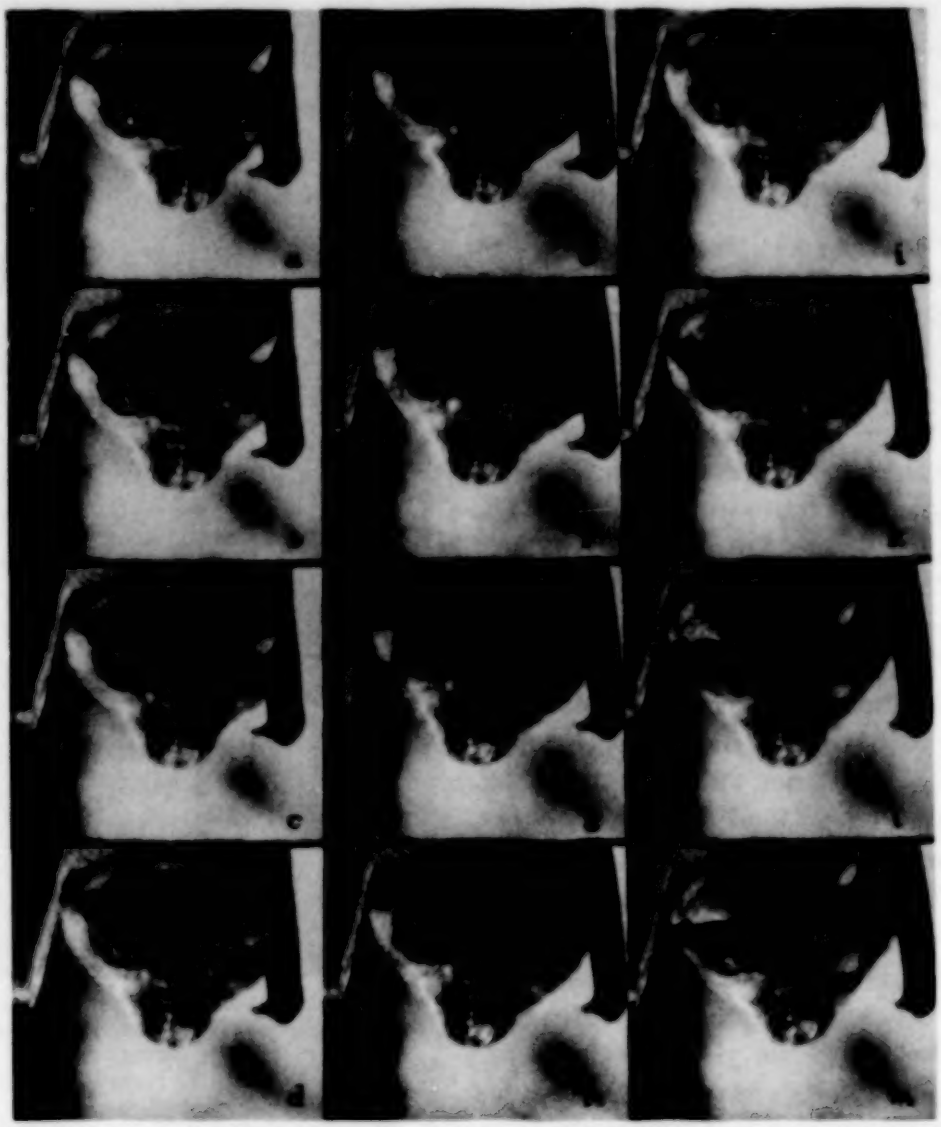


Abb. 2a—l. Alternierende Ohrbewegungen einer intensiv peilenden Hufeisennase. a—m Vor- und Rückwärtsbewegung der Muscheln; a linke Muschel in Rückstellung; b—d Bewegung nach vorn; e Vorderstellung; f kurzes Seitwärtsdrehen der Muschelspitze; g Muschel erneut in Vorderstellung; h—l Bewegung nach hinten, m Rückstellung (Laufgeschwindigkeit 64 Bilder/sec)

die Ohrmuscheln in dieser Phase fast immer unscharf abgebildet. Der Ausschlag dieser Vorwärts-Rückwärts-Bewegungen ist nicht immer maximal. Vor allem beim Peilen in vertrauter Umgebung vollführen die Ohrmuscheln vielfach nur kurze ruckartige Bewegungen mit geringem Ausschlag. Aber immer bleiben die alternieren Bewegungen erkennbar.

Die Filmauswertung zeigt, daß dieser tragenden Bewegung noch eine Reihe anderer Bewegungskomponenten übergelagert sind. Am Ende der Rückwärtsbewegung erfolgt beim gewöhnlichen, langsamen Peilen so gut wie immer, beim raschen Peilen sehr häufig eine weitere kennzeichnende Bewegung: Das Ohr rollt sich spiralig ein. Dabei verkürzt sich der laterale, jetzt hintere Ohrmuschelrand durch Einknicken an vorgebildeten, am lebenden Tier an der Innenseite der Muschel erkennbaren Faltungslinien. Der mediane, jetzt vordere Muschelrand dreht sich spiralig nach hinten. Die Ohröffnung wird also in der Rückstellung weitgehend seitwärts gerichtet und zugleich nach vorne abgeschirmt. Mitunter läßt das geschilderte Eindrehen der Muschel für einen Augenblick nach und wird dann nochmals wiederholt. Dieses Eindrehen der Muschel erfolgt gelegentlich und weniger ausgeprägt auch in der Vorderstellung. Sehr oft wird es durch einen kleinen Ausschlag der Spitze der Ohrmuschel nur eben angedeutet.

Erregt ein Gegenstand in nächster Nähe, etwa in 80—150 cm Entfernung, das Interesse des Tieres, dann werden die beiden Ohrmuscheln blitzschnell gegeneinandergedreht. Die Muschellängsachsen stehen nun nicht wie in der gewöhnlichen Vorderstellung schräg zur Sagittalebene des Kopfes, sondern parallel zu dieser und zueinander. Die Ohröffnungen sind geradeaus nach vorne gerichtet. In dieser Stellung erfolgen dann die alternierenden Vor- und Rückwärtsbewegungen mit größter Schnelligkeit. Bei der Rückwärtsbewegung werden nun die Ohrmuscheln nicht mehr nach außen gedreht, sondern die Ohröffnungen bleiben während der alternierenden Bewegungen ständig nach vorne gerichtet. Auch das Eindrehen der Muscheln unterbleibt.

Häufig ist den geschilderten Bewegungen noch eine weitere, weniger auffällige Komponente aufgelagert. Die Muscheln schwingen mit geringem Ausschlag nach rechts und links, so daß es wie ein leichtes Vibrieren wirkt.

Während des Fluges in freier Bahn sehen die Verhältnisse merklich anders aus. Sowohl nach Schnelligkeit als auch nach der Vielfalt der Bewegungskomponenten wird der Bewegungsablauf deutlich einfacher. Beim Flug werden die Muscheln in Vorderstellung gehalten. Leicht divergierend sind sie mit der Öffnung nach vorne in die Richtung gestellt, in die das Tier sein Peilbündel richtet und aus der der Widerhall zurückkommt. Beim Flug in weithin hindernisfreier Bahn ist von den alternierenden Ohrbewegungen nichts mehr festzustellen. Sie treten aber in starkem Maße sofort in Erscheinung, wenn das Tier sich einer Wand oder einem Hindernis nähert oder wenn sein Interesse durch Geräusche auf einen bestimmten Gegenstand, z. B. ein summendes Beuteinsekt, gerichtet wird. Will eine Hufeisennase landen, so setzen gewöhnlich in

70—100 cm Abstand vom Landepunkt die alternierenden Ohrbewegungen an, zunächst in mäßigem Tempo, mit zunehmender Annäherung immer schneller werdend.

Auch wenn das Tier sich im Flug für irgendwelche Gegenstände interessiert, setzen die alternierenden Ohrmuschelbewegungen ein. Um die Verhältnisse bestimmter Bezirke zu erkunden, z. B. um den Eingang in den Käfig auszumachen, peilt die Hufeisennase im Vorbeiflug diese Ziele an. Entweder fliegt sie dabei ein Stück weit unter Abweichung von ihrer eigentlichen Flugbahn diese Objekte direkt an oder aber sie wendet nur ihren Kopf im Vorbeifliegen dorthin. In all diesen Fällen erfolgen kurzfristig die alternierenden Ohrbewegungen. Drei bis sieben Vorwärts-Rückwärtsbewegungen der Ohrmuschel werden gewöhnlich bei einem solchen Anpeilen durchgeführt.

Andere Stellungsänderungen der Ohrmuscheln erfolgen, wenn das Tier Schleifen und Kehren fliegt. Die Muscheln werden dann nach der Seite bewegt, nach der die Kurve geflogen wird. Dabei eilt die Bewegung der Muschel der Richtungsänderung des Fluges voraus und kehrt in der Kurve allmählich in die Vorderstellung zurück.

Beim Fliegen in einem kleineren Raum ist das Tier ständig gezwungen, zu wenden und Hindernissen auszuweichen. Daher sind hier die Ohrbewegungen häufiger, aber sie bleiben immer langsamer und einförmiger als beim hängenden Tier.

D. Der Bewegungsapparat der Ohrmuscheln

Die vielfältigen Ohrbewegungen setzen eine gut ausgebildete Muskulatur voraus. Da sie sich erheblich von den viel einfacheren Horchbewegungen der übrigen Säugetiere unterscheiden, mußte die Frage nach dem sie ermöglichenden Muskelapparat auch vom vergleichend anatomischen Standpunkt aus interessant erscheinen. Darüber hinaus setzte die Untersuchung der uns in der vorliegenden Arbeit interessierenden Fragen die Kenntnis der Muskulatur und Innervierung der Ohrmuscheln notwendig voraus.

Die Ohrmuskeln bilden einen Teil des vom *Nervus facialis* versorgten Muskelbereiches, der in eine oberflächliche und eine tiefe Schicht unterteilt wird. Zur oberflächlichen Schicht zählen alle Hautmuskeln des Kopfes, die Muskeln an den Lippen, Backen und an der Nase, die Lidmuskeln und die Ohrmuskeln. Über die Ohrmuskeln lagen lange Zeit nur vereinzelte Beobachtungen vor (Günther 1866, Ellenberger u. Baum 1891). Erst Baum u. Kirsten (1903) unterzogen die Ohrmuskeln einer Reihe von Haustieren einer vergleichend anatomischen Betrachtung. Wenig später prüften Boas u. Paulli (1908) auch Vertreter anderer Säugetierordnungen und entwickelten einen allgemeinen Plan der

Gesichtsmuskulatur, auf den sich die speziellen Verhältnisse der verschiedenen Tierarten zum großen Teil gut zurückführen lassen. Huber (1918/19, 1923, 1924) vertiefte unsere Kenntnisse über die Facialismuskulatur durch Untersuchungen an Hund und Katze.

Bei allen Untersuchungen blieben die Chiropteren unberücksichtigt. Redtel (1873) gab einige Hinweise zur Muskelausstattung des Nasenaufsatzes der Kleinen Hufeisennase, sagte aber nichts über die Ohrmuskulatur. So erwies es sich als unerläßlich, daß wir selbst die Verhältnisse bei den Hufeisennasen unter Betonung funktioneller Gesichtspunkte einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Der enge Zusammenhang der Kopfmuskeln der Säugetiere ließ es ratsam erscheinen, die Untersuchung der Anatomie und Topographie nicht streng auf Muskeln der Ohren zu beschränken, sondern auch die anderen Teile der Facialismuskulatur mit einzubeziehen, soweit das im Rahmen unserer Fragestellung notwendig erschien. In der Gliederung und Nomenklatur folgen wir im wesentlichen Ellenberger u. Baum (1943).

Die Muskulatur

I. Die Platysma-Sphincter-Gruppe

Die oberflächliche Facialismuskulatur bildet in ihrer ursprünglichen Anordnung auf der Unterseite des Kopfes eine dreischichtige Muskellage. Außen liegt der *Sphincter colli superficialis* mit querverlaufenden Fasern, darunter das *Platysma* mit longitudinalem Faserverlauf und in der Tiefe schließlich der *Sphincter colli profundus*, wiederum mit querziehenden Fasern. Der *Sphincter colli superficialis* ist bei den meisten Wirbeltieren völlig unbedeutend, dagegen sind aus dem *Sphincter colli profundus* durch Aufteilung eine Reihe gesonderter Muskeln hervorgegangen. Auch die Mittelschicht, das *Platysma*, findet sich überall.

Bei der Großen Hufeisennase ist der *Sphincter colli superficialis* vollständig zurückgebildet. Unmittelbar unter dem Integument breitet sich das *Platysma* aus (Abb. 3). Es stellt eine zusammenhängende Muskellage dar, in der die longitudinal verlaufenden Fasern unterschiedlich dicht angeordnet sind. Seinen Ursprung hat das in allen Teilen einschichtige *Platysma* an der dorsalen Mittellinie des Kopfes und des Nackens. Die vordersten Fasern entspringen in Höhe des mittleren Teiles der Ohrmuscheln, wenden sich nach vorne, ziehen über die Glandula parotis und den *M. masseter* hinweg und streichen gegen die Mundwinkel und die Unterlippe hin aus. Im Gegensatz zu den bisher untersuchten Säugetieren überdecken die Muskelfasern des *Platysma* auch die basalen Teile der Ohrmuscheln. Unter dem Kopf in der Kehlgegend überkreuzen sich die Fasern der beiden Seiten in besonders fester Verbindung.

Am Vorderrand des Antitragus (Posteron 5 nach Boas) entspringen zwei deutlich abgesetzte Muskelbündel, die sich mit den Fasern des

Platysma vereinigen und mit zu den Mundwinkeln ziehen (Abb. 3). Auch bei den Ungulaten findet man einen solch abgetrennten dorsalen Teil, jedoch entspringt er dort nicht an der Ohrmuschel, sondern am Zygoma. Trotz des verschiedenen Ursprunges wollen wir diese Muskelbündel mit BOAS u. PAULLI (1908) als *Pars zygomatica platysmatis* bezeichnen.

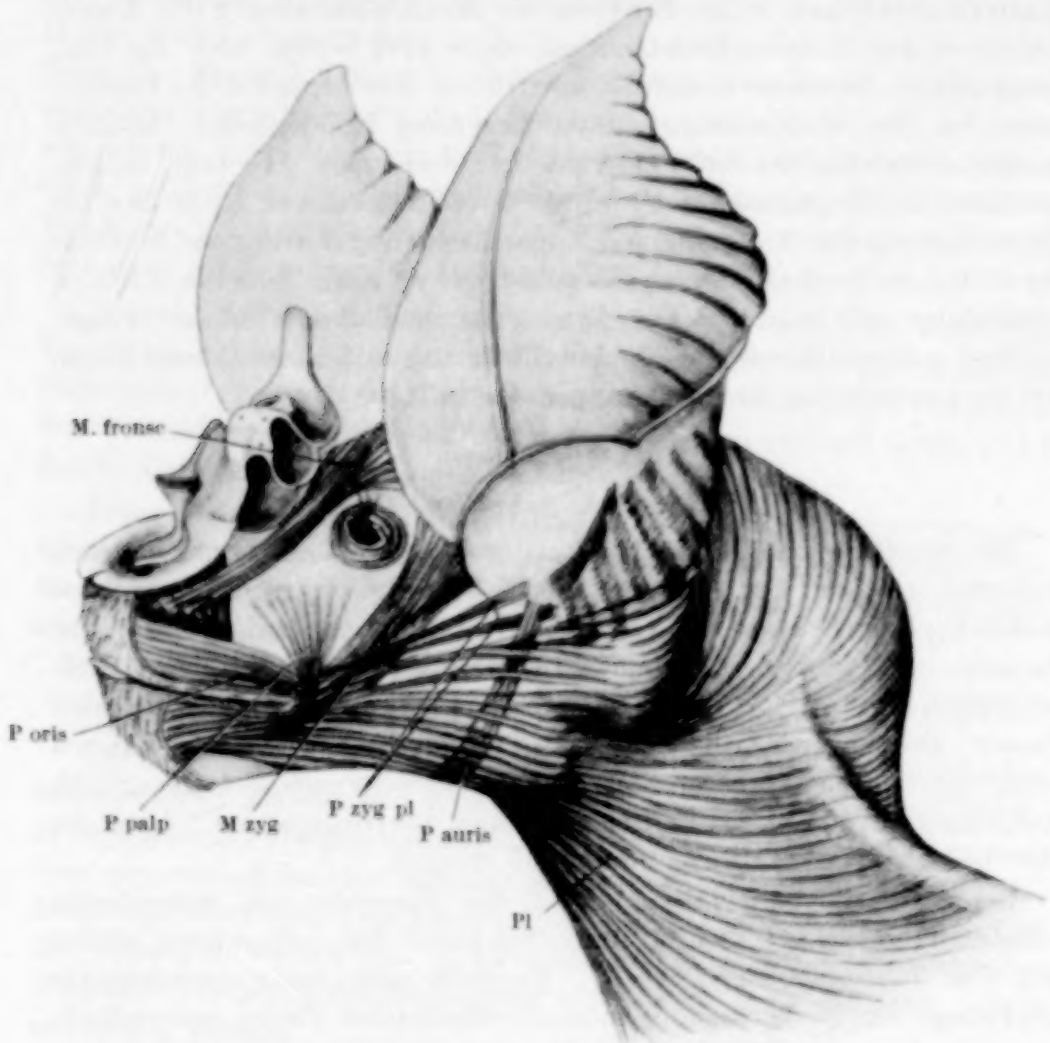


Abb. 3. Oberflächliche Muskulatur. M fronsc *M. frontoscutularis;* M zyg *M. zygomaticus* P auris *Pars auris;* Pl *Platysma;* P oris *Pars oris;* P palp *Pars palpebralis;* P zyg pl *Pars zygomatica platysmatis*

Wie bei der Mehrzahl der Säugetiere hat der *Sphincter colli profundus* auch bei der Großen Hufeisennase mehrere selbständige Muskeln geliefert. Als stattlicher Muskel erscheint stets die *Pars auris* (s. *M. parotidicoauricularis; M. depressor auriculae*). Dieser Muskel fungiert als Niederzieher der Ohrmuschel. Die *Pars auris* läßt sich bereits durch das *Platysma* hindurch erkennen (Abb. 3), deutlich wird sie sichtbar, wenn dieses entfernt wird (Abb. 4). Sie entspringt am Antitragus, zieht, sich

dabei allmählich verbreiternd, vor der Glandula parotis über *M. masseter* ventralwärts. Auf der Unterseite des Kopfes gehen die Fasern beider Seiten ineinander über, ohne eine Sehne zu bilden. Die *Pars auris* stellt demnach einen wirklichen Sphincter dar. Die oralwärts sich anschließende *Pars intermedia* hat bei der Hufeisennase keine Ab-

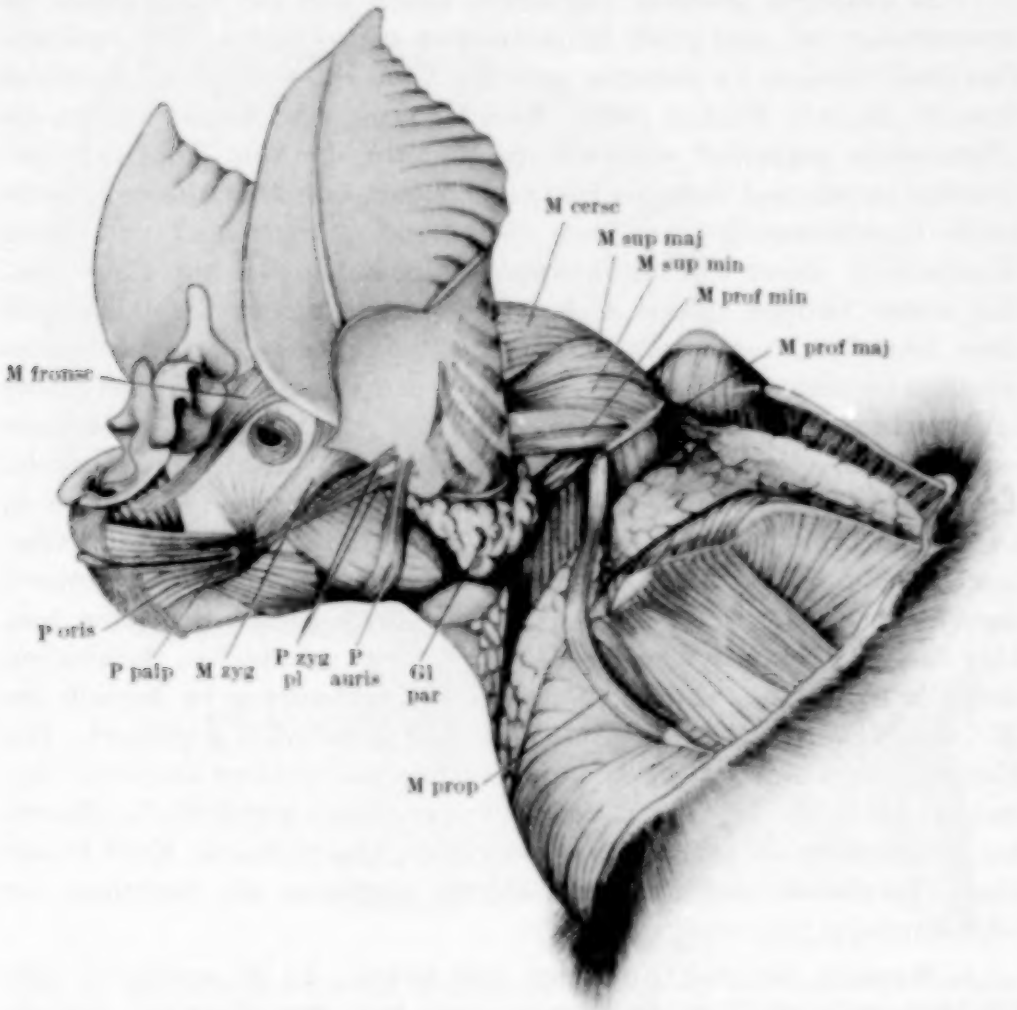


Abb. 4. Gesichts- und Kopfmuskulatur nach Abtragen des *Platysma*. Gl par Glandula parotis; M fronse *M. frontoscutularis;* M prof maj *M. cervicoauricularis prof. major;* M prof min *M. cervicoauricularis prof. minor;* M prop *M. propatagialis;* M sup maj *M. cervicoauricularis superf. major;* M sup min *M. cervicoauricularis superf. minor;* M zyg *M. zygomaticus;* P auris *Pars auris;* P oris *Pars oris;* P palp *Pars palpebralis;* P zyg pl *Pars zygomatica platysmatis*

kömmlinge geliefert. Als *Pars palpebralis* (s. *M. malaris*) ist ein schwacher, unscharf begrenzter Muskel zu bezeichnen, der im Bereich des Mundwinkels seinen Ursprung hat (Abb. 4). Die Fasern breiten sich auf einer Bindegewebsschicht fächerig aus und reichen bis an den Unterrand des Auges sowie bis zur *Portio frontalis* des *M. frontoscutularis*. Die *Pars oris* (s. *M. orbicularis oris*) bildet den vordersten Teil des

Sphincter colli profundus (Abb. 4). Dieser vornehmlich im Bereich der Mundwinkel kräftig entwickelte und deutlich abgesetzte Muskel umgibt ringförmig die Mundspalte.

II. Die Ohrmuskeln

Von kleineren Muskeln abgesehen, lassen sich die Ohrmuskeln im wesentlichen auf zwei große Muskelplatten zurückführen: Die *Auriculo-Occipitalis*-Gruppe im hinteren und die *Scutolaris*-Gruppe im vorderen Bereich (BOAS u. PAULLI 1908). Nach Ursprung und Ansatz können die Ohrmuskeln gegliedert werden 1. in Muskeln, die vom Kopf zur Ohrmuschel ziehen und diese als Ganzes bewegen, und 2. in Muskeln, deren beide Insertionsstellen auf dem Ohrknorpel gelegen sind und deren Kontraktion daher nur Teilbewegungen der Muschel zur Folge hat. Zur ersten Gruppe zählen auch jene Muskeln, die am Schildknorpel, dem Scutulum, inserieren. Das Scutulum ist eine aus elastischem Knorpel bestehende Platte, die, außer bei den Primaten, bei allen bisher untersuchten Plazentaliern gefunden wurde. Meist ist das Scutulum vor dem Ohr gelegen und bildet den Insertionsort für mehrere Muskeln. Bei den Hufeisennasen ist das Scutulum auffallend groß (Abb. 5). Sein Innenrand begleitet basal die konvex gekrümmte Außenseite der Ohrmuschel vom medialen Rand bis zur Insertion des *M. cervicoauricularis superf. major* und *minor*. Am Anfang und Ende ist das Scutulum fest, aber biegsam mit der Ohrmuschel verbunden, während es dazwischen dem Ohrknorpel nur anliegt. Durch eine Einschnürung im Bereich des *M. interscutularis* ist das Scutulum in zwei Abschnitte gegliedert. Der Hauptteil liegt nicht wie bei anderen Säugern vor, sondern über dem Ohrknorpel (Abb. 5). Die Stärke des Scutulum nimmt gegen die Kopfmitte hin gleichmäßig ab, schließlich geht es in die oberflächliche Kopf-Fascie über. Verglichen mit anderen Säugern inserieren am Scutulum der Rhinolophiden nur wenige Muskeln.

1. Muskeln, die vom Kopf zum Ohr ziehen. *a) M. scutularis.* Der Schildspanner, *M. scutularis*, findet sich bei allen Säugern, die ein Scutulum besitzen; er dient zur Feststellung des Schildknorpels. Bei der Hufeisennase liegt er unter dem Integument und bedeckt einen großen Teil des Kopfes. Er zieht von der Grenze des Hinterhauptes über den Schädel nach vorne, bedeckt die Stirn und Teile des Gesichtes vor der Ohrmuschel (Abb. 5—7). Hier spaltet sich die einheitliche Muskelplatte auf, und die Teile ziehen als besondere Muskeln bis fast zu den Mundwinkeln. Dieser große Muskel heftet sich seitlich am Scutulum an. Während bei vielen Säugern der *M. scutularis* wenig oder gar nicht gegliedert ist, sind bei der Hufeisennase drei verschiedene Muskeln scharf abgesetzt, so daß nur ihr Einbau in die einheitliche Sehnenplatte den gemeinsamen Namen rechtfertigt. Der erste dieser Teilmuskeln, *M. cer-*

vicoscutularis, stellt eine dünne Muskelplatte dar, die vorwiegend die Parietalregion überdeckt (Abb. 5 und 7). Er entspringt relativ schmal am Hinterhaupt und zieht, rasch an Breite zunehmend, nach vorn zum *M. interscutularis*, mit dem er durch die Kopf-Fascie in Verbindung

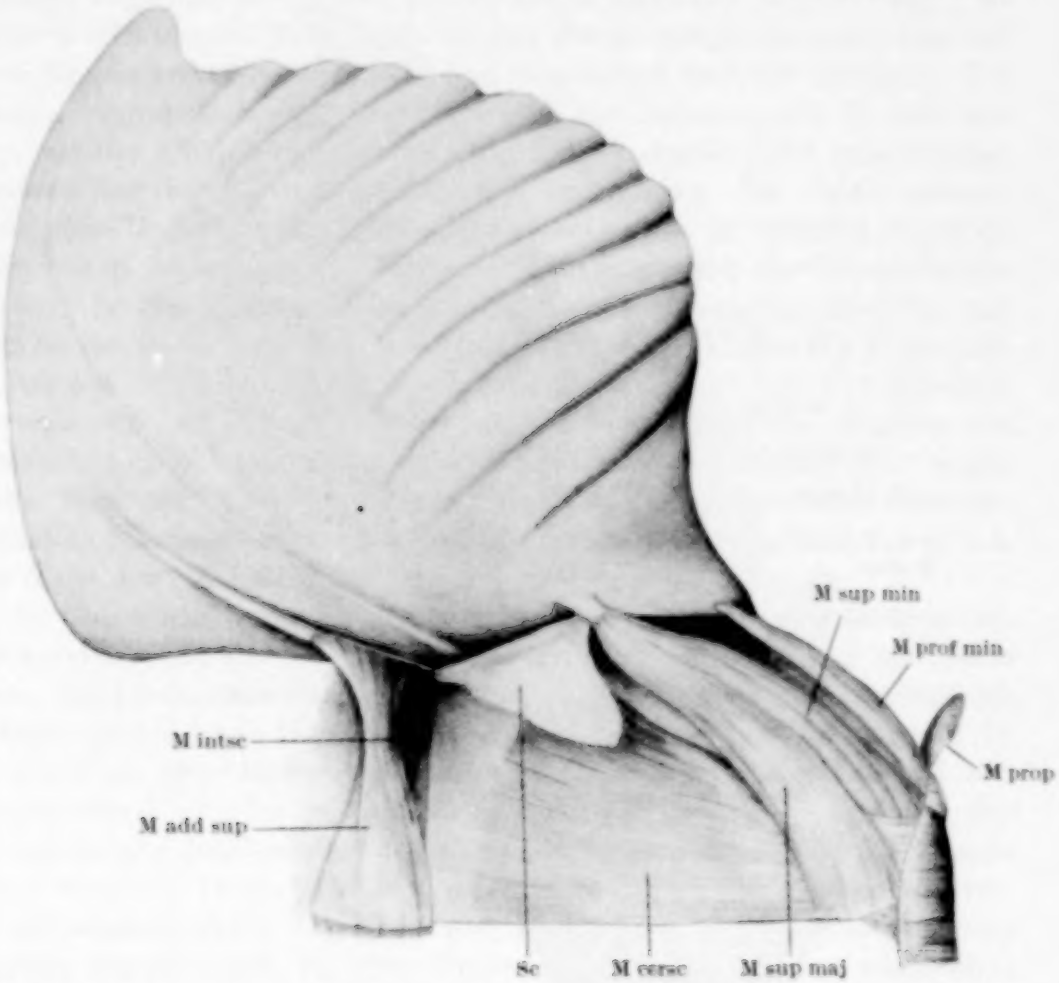


Abb. 5. Blick von oben auf den Schädel mit den zwischen den Ohrmuscheln gelegenen Muskeln. Es ist nur die rechte Hälfte des Schädels zwischen Kopfmediane (waagrechte untere Linie) und rechter Ohrmuschel (oben) gezeichnet; die Schnauze befindet sich auf der linken Seite. M add sup *M. adductor aur. superior;* M cersc *M. cervicoscutularis;* M intsc *M. interscutularis* des *M. scutularis;* M prof min *M. cervicoauricularis prof. minor;* M prop *M. propatagialis;* M sup maj *M. cervicoauricularis superf. major;* M sup min *M. cervicoauricularis superf. minor;* Sc *Scutulum*

steht. Die Fasern erreichen den *M. interscutularis* nicht, sondern enden in einigem Abstand vor ihm. In der Mittellinie des Kopfes sind die Muskeln beider Seiten stets klar getrennt. Nahe der Medianlinie des Schädels zeigen die Fasern longitudinalen Verlauf, lateralwärts biegen sie immer schärfer bogenförmig nach außen, um sich am Scutulum anzuheften (Abb. 5). Eine unmittelbare Verbindung mit der Ohrmuschel selbst besteht nicht.

Der *M. interscutularis* schließt sich nach vorn an und ist etwa in der Mitte des Schädels gelegen (Abb. 5). Die Kopf-Fascien beider Schädelhälften vereinigen sich in seinem Bereich und erstrecken sich oralwärts als einheitliche Platte. Der *M. interscutularis* hat ungefähr rechteckige

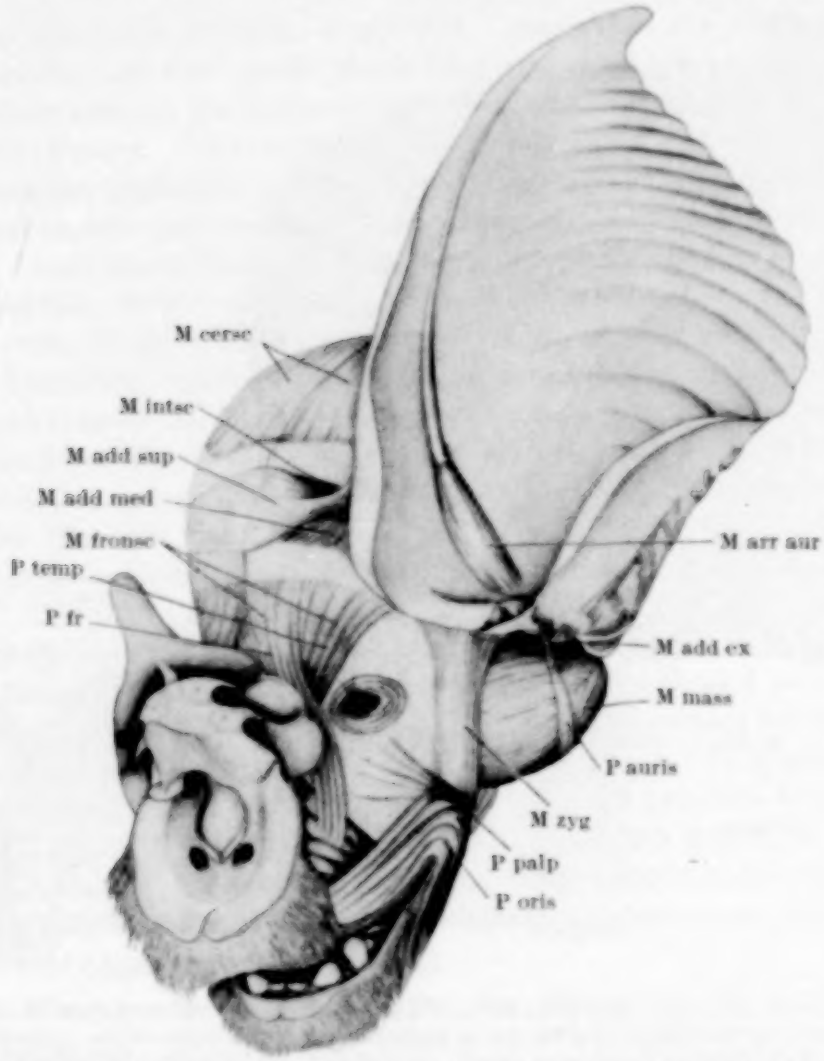


Abb. 6. Blick auf die vor der Ohrmuschel gelegenen Ohrmuskeln. M add ex *M. adductor aur. externus;* M add med *M. add. aur. medius;* M add sup *M. add. aur. superior;* M arr aur *M. arrector auriculae;* M cersc *M. cervicoscutularis;* M fronsc *M. frontoscutularis;* M intsc *M. interscutularis;* M mass *M. masseter;* M zyg *M. zygomaticus;* P auris *Pars auris;* P oris *Pars oris;* P palp *Pars palpebralis;* P fr *Portio frontalis;* P temp *Portio temporalis*

Gestalt. Seine Fasern verlaufen transversal über den Schädel zu den Schildknorpeln. Die Verbindung wird aber nur durch die Kopf-Fascie hergestellt, da die Fasern bereits vorher enden. Der *M. interscutularis* wird in situ fast völlig verdeckt durch den kräftigen oberen Einwärtszieher, der gleichfalls über den Schädel zieht und an den Ohrmuscheln inseriert. Dieser Muskel wird später zusammen mit den anderen Adductoren besprochen (S. 18).

Der *M. frontoscutularis* ist der am weitesten oral gelegene Teil des Schildspanners (Abb. 6). Er zeigt bei der Großen Hufeisennase im Zusammenhang mit dem Nasenaufsatz einen besonderen Verlauf. Während er sonst am oder auf dem caudalen Augenbogenrand entspringt, liegt hier der größte Teil zwischen Auge und Kopfmediane. Er gliedert sich in zwei Teile (Abb. 6): Die *Portio temporalis* entspringt auf dem Nasale zwischen dem vorderen Augenrand und der Mediane. Die Fasern breiten sich zum Scutulum und zur Insertion des *M. add. aur. sup.* an der Ohrmuschel aus, stehen jedoch damit nicht unmittelbar, sondern nur durch die Kopf-Fascie in Verbindung. Die *Portio frontalis* stellt den Hauptteil des *M. frontoscutularis* dar. Er bedeckt die Stirn hinter dem Nasenaufsatz. Median überkreuzen sich die Fasern beider Seiten. In der Hauptmasse streben sie dem *M. interscutularis* zu, mit dem sie durch die Kopf-Fascie verbunden sind. Die Fasern der *P. frontalis* enden auf der Kopf-Fascie in gleicher Höhe wie die der *P. temporalis*. So entsteht quer über die Stirn hinweg eine einheitliche Endlinie des Gesamtmuskels. Oralwärts verschmälert sich der Muskel sehr stark, zieht über den Ursprung der *P. temporalis*, den er völlig verdeckt, zwischen Nasenaufsatz und Auge auf die Seite des Gesichtes, um sich in der Nähe der Nasenöffnung dem Integument anzuheften.

b) Die Musculi auriculares caudales. Die Muskeln dieser Gruppe entspringen alle an der Grenze des Hinterhauptes und wirken als Heber bzw. Auswärtszieher der Ohrmuschel. An der Mittellinie des Schädels entspringt der lange Heber, *M. cervicoauricularis superf. major* (Abb. 7). Er zieht als spindelförmiger Muskelbauch über den Ansatz des *M. cervicoscutularis*, den er mitunter völlig verdeckt, dann weiter über den *M. temporalis* und inseriert dicht über und neben der hinteren Endstelle des Scutulum. Dieser Muskel wird verstärkt durch den mittleren Heber, *M. cervicoauricularis superf. minor*, der breit am Hinterhaupt seinen Anfang nimmt (Abb. 7). Der Ursprung dieses Muskels ist nicht ohne weiteres sichtbar, da der Ansatz des *M. cervicoscutularis* ihn zum Teil verdeckt. Mittlerer und langer Heber vereinigen sich und ziehen in gleicher Richtung zur Ohrmuschel, mit der sie durch eine kräftige, gemeinsame Sehne in Verbindung treten.

Die Heber der Ohrmuschel zeigen bei allen Säugetieren ein recht übereinstimmendes Verhalten. Regelmäßig ist das System der Heber in einen langen und mittleren Heber unterteilt, wobei jedoch Ursprung und Ansatz in weitem Umfang variieren können. Auch bei der Großen Hufeisennase ist die Doppelnatur dieses Systems erhalten geblieben, beide Muskeln bilden jedoch durch Ausbildung der gemeinsamen Sehne eine funktionelle Einheit.

Der aus einer oberflächlichen und einer tiefen Schicht bestehende *M. cervicoauricularis profundus* hat bei der Großen Hufeisennase

mehrere selbständige Muskeln geliefert. Der kurze Auswärtszieher, *M. cervicoauricularis prof. minor*, stellt vermutlich ein Derivat der oberflächlichen Schicht dar. Er nimmt gleichfalls vom Hinterhaupt seinen Anfang (Abb. 7). Dieser Muskel ist ungegliedert, im Querschnitt oval

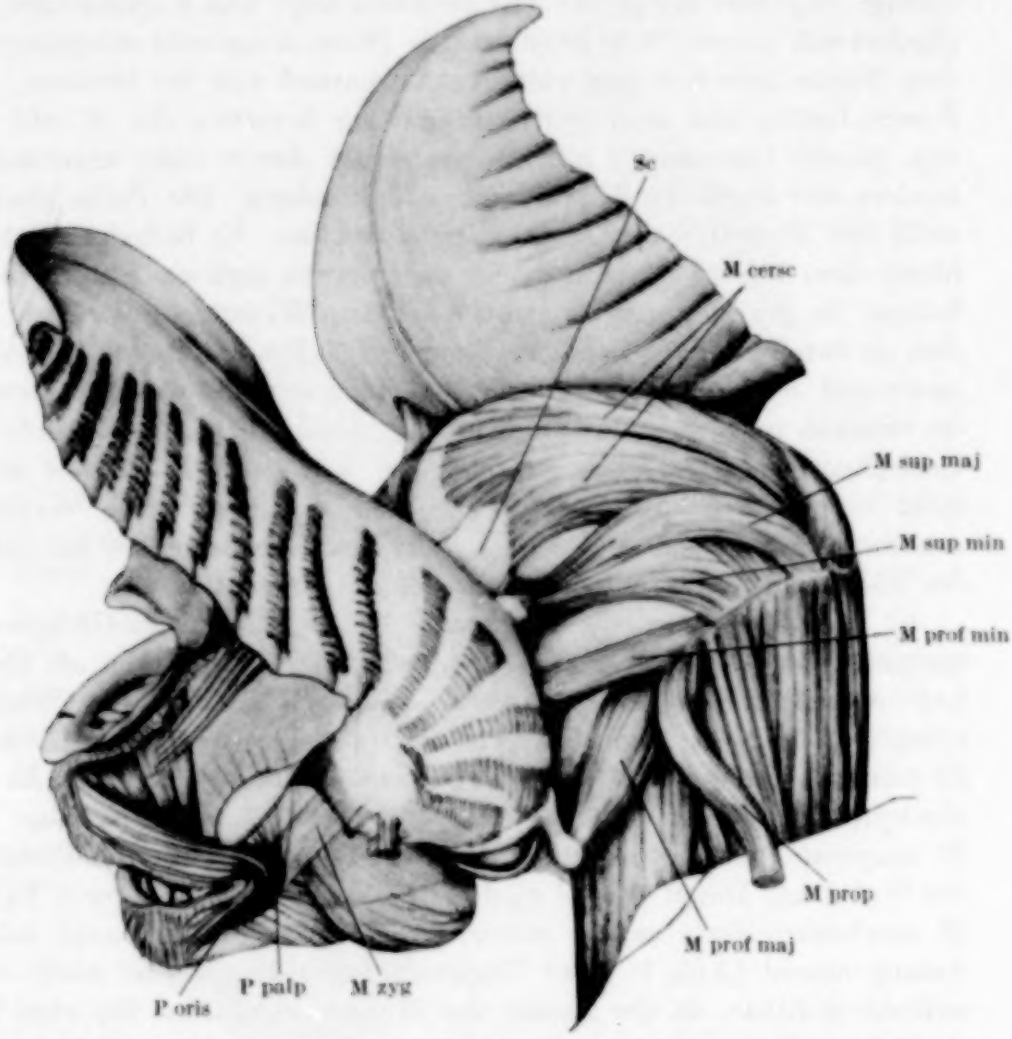


Abb. 7. Die Heber und Auswärtszieher der Ohrmuschel. M cerse *M. cervicoscutularis;* M prof maj *M. cervicoauricularis prof. major;* M prof min *M. cervicoauricularis prof. minor;* M prop *M. propalagialis;* M sup maj *M. cervicoauricularis superf. major;* M sup min *M. cervicoauricularis superf. minor;* M zyg *M. zygomaticus;* P oris *Pars oris;* P palp *Pars palpebralis;* Sc *Scutulum*

und zieht in gerader Richtung zur Ohrmuschel, wo seine Fasern ohne Vermittlung einer Sehne am Ohrknorpel inserieren. Die tiefe Schicht verkörpert der lange Auswärtszieher, *M. cervicoauricularis prof. major*, ein Muskel von beträchtlicher Stärke (Abb. 7). Er liegt auf dem Anfangsteil des *M. sternocleidomastoideus* und einem Teil des *M. temporalis*. Dieser Muskel endet nicht unmittelbar am Ohrknorpel, sondern an zwei die Ohrmuschel basal umspannenden Knorpelspangen. Beide versteifen

den Ohrknorpel; vorn und hinten sind sie miteinander verschmolzen. Von der oberen Spange entspringt am Hinterrand der Ohrmuschel ein nach hinten und leicht abwärts gerichteter, etwa 8 mm langer, am Ende knopfartig verdickter Fortsatz, an dem sich der *M. cervicoauricularis prof. major* anheftet und dessen Kontraktion durch diese Hebeleinrichtung auf die Ohrmuschel übertragen wird. So werden besonders rasche und weitausholende Bewegungen ermöglicht. In ähnlicher Form ist diese Einrichtung auch bei der Kleinen Hufeisennase sowie bei *Asellia tridens* ausgebildet (SCHNEIDER 1961), scheint also für die Rhinolophiden und die Hipposideriden charakteristisch zu sein.

In diesem Zusammenhang muß noch ein Muskel erwähnt werden, der auf Grund seiner Innervation als Abkömmling der retroaurikulären Facialismuskulatur aufgefaßt werden muß, aber keine Beziehung zum Ohr besitzt (Abb. 7). In der Nähe der Insertionsstelle des *M. cervicoauricularis prof. minor* entspringt über dem Anfang des *M. cervicoauricularis prof. major* ein unmittelbar unter dem Integument gelegener, stark verlagerungsfähiger Muskel, der etwa 1,5 cm lang ist und in eine Sehne übergeht, die am distalen Ende des Unterarms endet. Sie bildet den Vorderrand des Propatagiums. Da der Muskel die Funktion hat, diese zwischen Ober- und Unterarm eingespannte Flughaut zu spannen, nennen wir ihn *M. propatagialis*. Er kommt wahrscheinlich allen Chiropteren zu (SCHNEIDER 1961).

c) Die Musculi auriculares anteriores. Zu dieser Gruppe gehören alle Einwärtszieher der Ohrmuschel. Vergleichend anatomisch weist diese Muskelgruppe je nach der Entwicklung der Ohrbewegungen einen verschiedenen Grad von Aufgliederung auf. So sind bei den Equiden vier, bei den Artiodactyla ruminantia nur drei Muskeln vorhanden. Auch die Hufeisennase besitzt mit vier die Höchstzahl der Adduktoren. Während aber diese bei den Equiden am Scutulum entspringen und zur Ohrmuschel ziehen, setzt bei der Hufeisennase keiner dieser Muskeln am Scutulum an. Vielmehr entspringen sie von der Fascia temporalis, die ihrerseits mit dem vorderen schmalen Ausläufer des Scutulum verbunden ist.

Der *M. adductor aur. externus* (Abb. 6 und 8) ist ein schwacher, bandförmiger Muskel, der dicht über dem Ende der beiden erwähnten Knorpelspangen nahe dem Vorderrand der unteren Ohrmuschelhälfte entspringt. Er zieht zunächst gegen den *M. masseter*, wendet dann um und endet breit an der Fascia temporalis.

Nur wenig entfernt liegt der kräftige untere Einwärtszieher, *M. add. aur. inferior* (Abb. 8). Er entspringt am Ohrknorpel unmittelbar über dem Rand des Scutulum und zieht zur Fascia temporalis.

Der *M. add. aur. medius*, der mittlere Einwärtszieher, schließt sich nach oben an. Deutlich vom unteren Einwärtszieher getrennt, ist er

vom oberen weniger gut abgesetzt (Abb. 8). Auch er entspringt am Ohrknorpel unmittelbar über dem Scutulum und verbindet sich mit der Fascia temporalis.

Der obere Einwärtszieher, *M. add. aur. superior*, ist der kräftigste Muskel dieser Gruppe. Es ist ein breiter und dicker Muskelbauch, der quer über den Schädel von Ohrmuschel zu Ohrmuschel zieht (Abb. 6 und 8). Er liegt dem *M. interscutularis* auf und verdeckt ihn fast ganz.

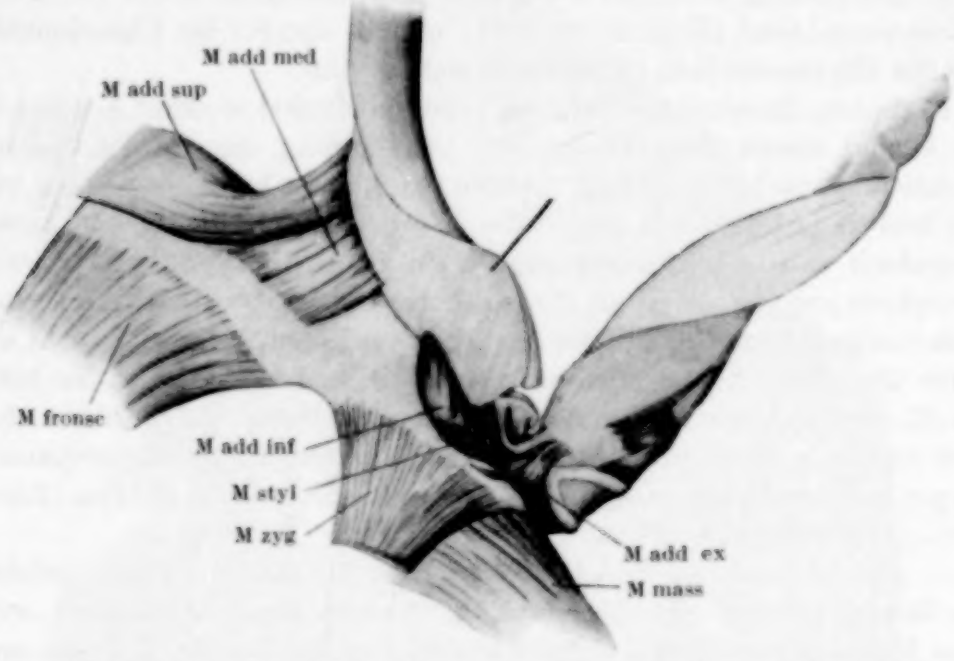


Abb. 8. Die Einwärtszieher der Ohrmuschel. M add ex *M. adductor aur. externus;* M add inf M. *add. aur. inferior;* M add med *M. add. aur. medius;* M add sup *M. add. aur. superior;* M fronsc *M. frontoscutularis;* M mass *M. masseter;* M styl *M. styloauricularis;* M zyg *M. zygomaticus*

Median fest miteinander verbunden, treten *M. interscutularis* und *M. add. aur. superior* lateral klar als gesonderte Muskeln in Erscheinung. Der erste zieht zu den Schildknorpeln, der zweite zu den Ohrmuscheln selbst, wo seine Fasern hoch hinaufsteigend an einer nach vorn verlaufenden Knorpelleiste ansetzen.

d) Musculi auriculares profundi. Eine besondere Stellung nehmen die Dreher der Ohrmuschel, die *Mm. rotatores auriculae*, ein. Da sie die Ohrmuschel nach hinten drehen, werden sie als Antagonisten der Einwärtszieher aufgefaßt. Sie finden sich bei allen Säugern, die ein Scutulum besitzen. Die Verhältnisse bei der Großen Hufeisennase sind in Abb. 9 zu erkennen. Zur genaueren Darstellung wurden die oberflächlichen Muskeln des Schädels durchtrennt. So ließ sich die Ohrmuschel vom Kopf abheben und das Scutulum hochklappen, so daß seine Unterseite sichtbar wird (vgl. hierzu Abb. 5).

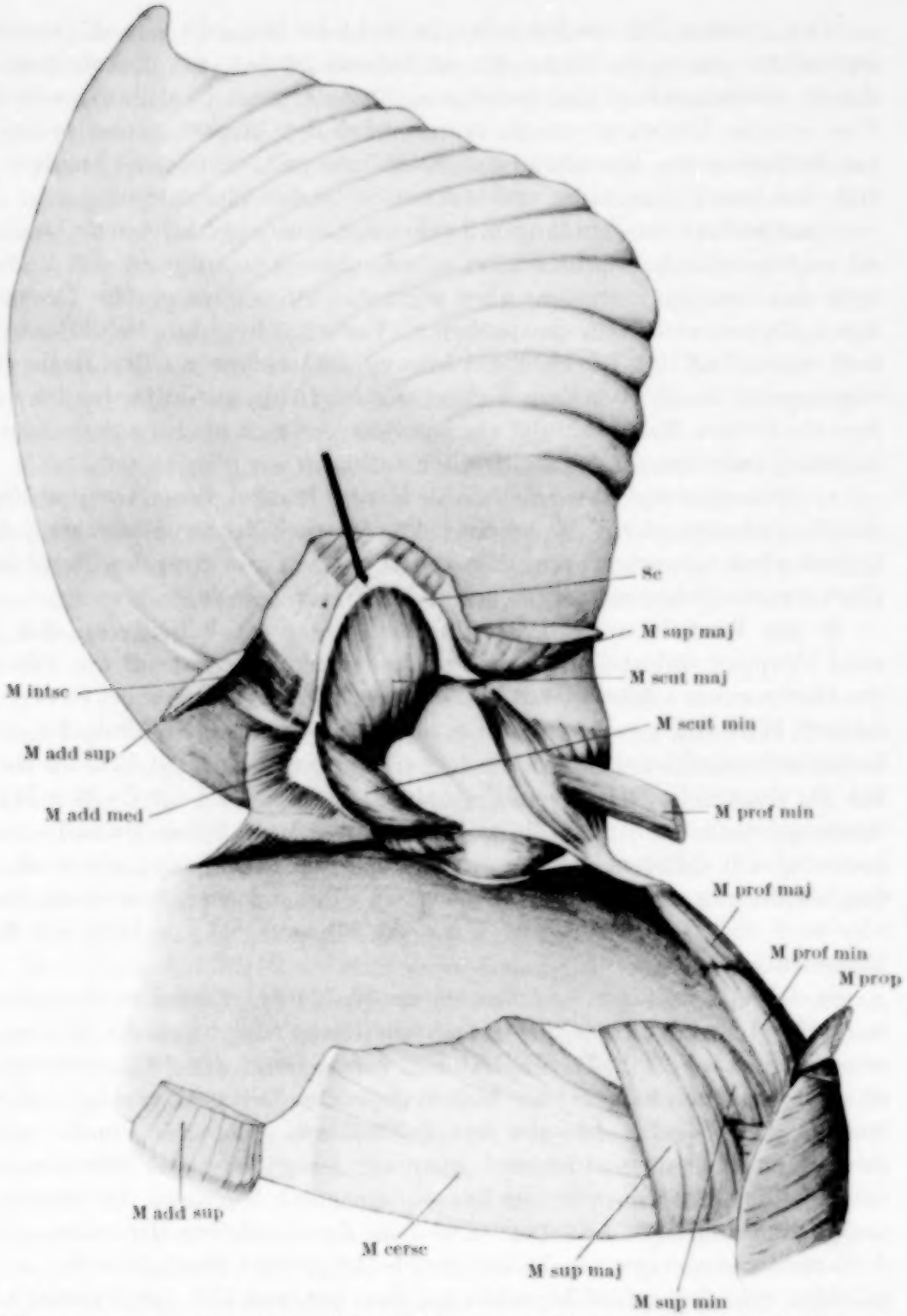


Abb. 9. Die Dreher der Ohrmuschel (Ansicht von oben). M add sup *M. adductor aur. superior;* M add med *M. add. aur. medius;* M cerse *M. cervicoscutularis;* M intsc *M. interscutularis;* M prof maj *M. cervicoauricularis prof. major;* M prof min *M. cervicoauricularis prof minor;* M prop *M. propatagialis;* M sup maj *M. cervicoauricularis major;* M sup min *M. cervicoauricularis superf. minor;* M scut maj *M. scutuloauricularis prof. major;* M scut min *M. scutuloauricularis prof. minor;* Sc *Scutulum*

Den größten Teil des Scutulum bedeckt der lange Dreher, *M. scutuloauricularis profundus major*, ein auffallend großer und dicker Muskel, dessen Außenrand in gleichmäßigem Abstand vom Scutulum verläuft. Von seinem Ursprung am Scutulum wird der Muskel zunächst breit, am breitesten am Innenrand des Schildknorpels, dann verschmälert er sich und inseriert an einer verstärkten Stelle des Ohrknorpels.

Unmittelbar an den langen Dreher schließt sich der kurze Dreher, *M. scutuloauricularis prof. minor*, an. Auch er entspringt auf der Unterseite des Scutulum, erreicht aber nicht die Stärke des großen Drehers. Seine Fasern ziehen in gewundenem Verlauf über den Schildknorpel und einen Teil des Ohrknorpels hinweg und setzen an der Basis der Ohrmuschel dicht über dem Gehörgang an (Abb. 9). Mitunter ist von ihm ein kleines Muskelbündel abgespalten, das sich nach Lage und Zugrichtung zwischen die beiden Dreher einfügt.

e) Musculus styloauricularis. Als letzter Muskel dieser Gruppe folgt der *M. styloauricularis*. Es ist ein langer Muskel, der am Hinterrand des Unterkiefers entspringt, am *M. masseter* entlang zum dorsalen Rand des Ohrknorpels zieht und dort neben dem *M. add. aur. inferior* endet.

2. Die Muskeln auf der Ohrmuschel. Diese Muskeln lassen sich in zwei Gruppen unterteilen; in die medial und die lateral auf der Fläche des Ohrknorpels angeordneten. Da sie nur Teile der Ohrmuschel bewegen, ist ihre Wirkung weniger auffällig. Der Grad ihrer Ausbildung bei den bisher untersuchten Säugetieren legt die Vermutung nahe, daß sie dort für die akustische Orientierung unerheblich sind. Bei der Großen Hufeisennase aber bietet sich ein völlig anderes Bild. Diese Muskeln sind hier ungleich differenzierter und sowohl in der Ausbildung als auch in der Gliederung wesentlich fortentwickelt. Das läßt den Schluß zu, daß hier auch die Veränderung der Form der Ohrmuschel von funktioneller Bedeutung ist.

a) Die Muskeln der medialen Ohrmuschelfläche. Zwischen dem lateralen Rand und der Mitte der Ohrmuschelfläche findet sich der *M. transversus auriculae* (Abb. 7). Er hat hier einen Grad der Differenzierung erreicht, der bei keinem der bisher geprüften Säugetiere angetroffen wurde. Der Muskel besteht aus zahlreichen, schmalen, mehr oder minder parallel zueinander und quer zur Längsachse der Ohrmuschel verlaufenden Streifen, die aus kurzen, quer zur Richtung der Streifen angeordneten Fasern bestehen. Die Zahl der Muskelstreifen schwankt, doch sind nie weniger als 15, meist 16—18 solcher Muskelstreifen ausgebildet, von denen fünf bis sechs auf dem unteren Teil der Muschel bis zum Ansatz des Antitragus verlaufen, der selbst frei von derartigen Muskeln ist. Am lateralen Rand sind die Fasern länger und verbinden die Muskelstreifen miteinander. Das System des *M. transv. aur.* ist schon am lebenden Tier zu erkennen. Auf der Innenseite der Muschel

sind zahlreiche, parallel verlaufende Querlinien erkennbar, die den Muskelstreifen auf der Rückseite der Muschel entsprechen (Abb. 6). Bei der Kontraktion der Muskelfasern wird der Außenrand des Ohres verkürzt und die Muschel nach hinten gedreht.

b) Die Muskeln der lateralen Ohrmuschelfläche. In gewissem Umfang als Antagonist des *M. trans. aur.* wirkt der *M. arrector auriculae.* Mit diesem Namen belegen wir einen kräftigen, langfaserigen Muskel, der auf der Vorderseite der Ohrmuschel auf der medialen Fläche gelegen ist (Abb. 6). Über der Mündung des Gehörganges entspringt aus dem Ohrknorpel eine starke, rundliche Knorpelleiste, die bis zur Spitze der Ohrmuschel zieht und sich dabei allmählich verjüngt. Ihr basaler Teil dient dem *M. arr. aur.* als Insertionsort. Seine Fasern entspringen unmittelbar über dem Gehörgang.

Zwei kleine rundliche Muskeln sind noch zu erwähnen. Sie verbinden auf der Vorderseite basal die beiden Ränder der Ohrmuschel. Sie entspringen von einer kleinen, halbkreisförmigen Knorpelplatte (Abb. 8) und dürften dem *M. tragicus* und *antitragicus* des Menschen entsprechen. Durch ihre Kontraktion werden die basalen Muschelränder dichter aneinandergezogen.

Die Innervierung der Ohrmuskulatur

a) Der Nervus facialis. Der *N. facialis* verläßt den Schädel am Hinterrand des Gehörganges durch das Foramen stylomastoideum. Noch vor seinem Austritt zweigt vom Hauptstamm der *N. retroauricularis* ab, der sich sofort erneut gabelt. So erscheint der *N. facialis* an seiner Austrittsstelle bereits dreigeteilt (Abb. 10). Die beiden Stämme des *N. retroauricularis* spalten sich in vier große Rami, die die gesamten hinter und auf der Ohrmuschel gelegenen Ohrmuskeln innervieren.

Der erste, unmittelbar über dem Gehörgang nach vorn ziehende Ramus schickt einen Ast zum *M. cervicoaur. superf. minor,* einen weiteren zum *M. scutuloaur. prof. major,* auf dessen Oberfläche er sich in mehrere feine Äste aufspaltet, die in den Muskel eintreten. Kurz nach Abgabe dieses Astes spaltet sich der weiter nach vorn ziehende Hauptzweig in einige, meist drei Äste auf, die zum *M. scutuloaur. prof. minor* ziehen. Einer davon versorgt diesen, die übrigen treten in seinem Bereich durch das Scutulum und die Fascia temporalis hindurch und ziehen auf deren Oberseite zum *M. interscutularis* und *M. add. aur. sup.* Der *M. arrector aur.* auf der medialen Fläche wird gleichfalls von hier aus innerviert.

Der kräftige zweite Ast versorgt ausschließlich Muskeln auf der Rückseite der Muschel. Er zieht zwischen den Ansatzstellen der Heber und des mittleren Auswärtsziehers auf die Ohrmuschel und weiter bis fast zur Spitze, dabei nach links und rechts Seitenäste abgebend, die in den quer verlaufenden Muskelstreifen enden.

Der dritte Ramus spaltet sich in zwei ungleich starke Äste auf, von denen der schwächere im *M. scutuloaur. prof. minor* endet. Der

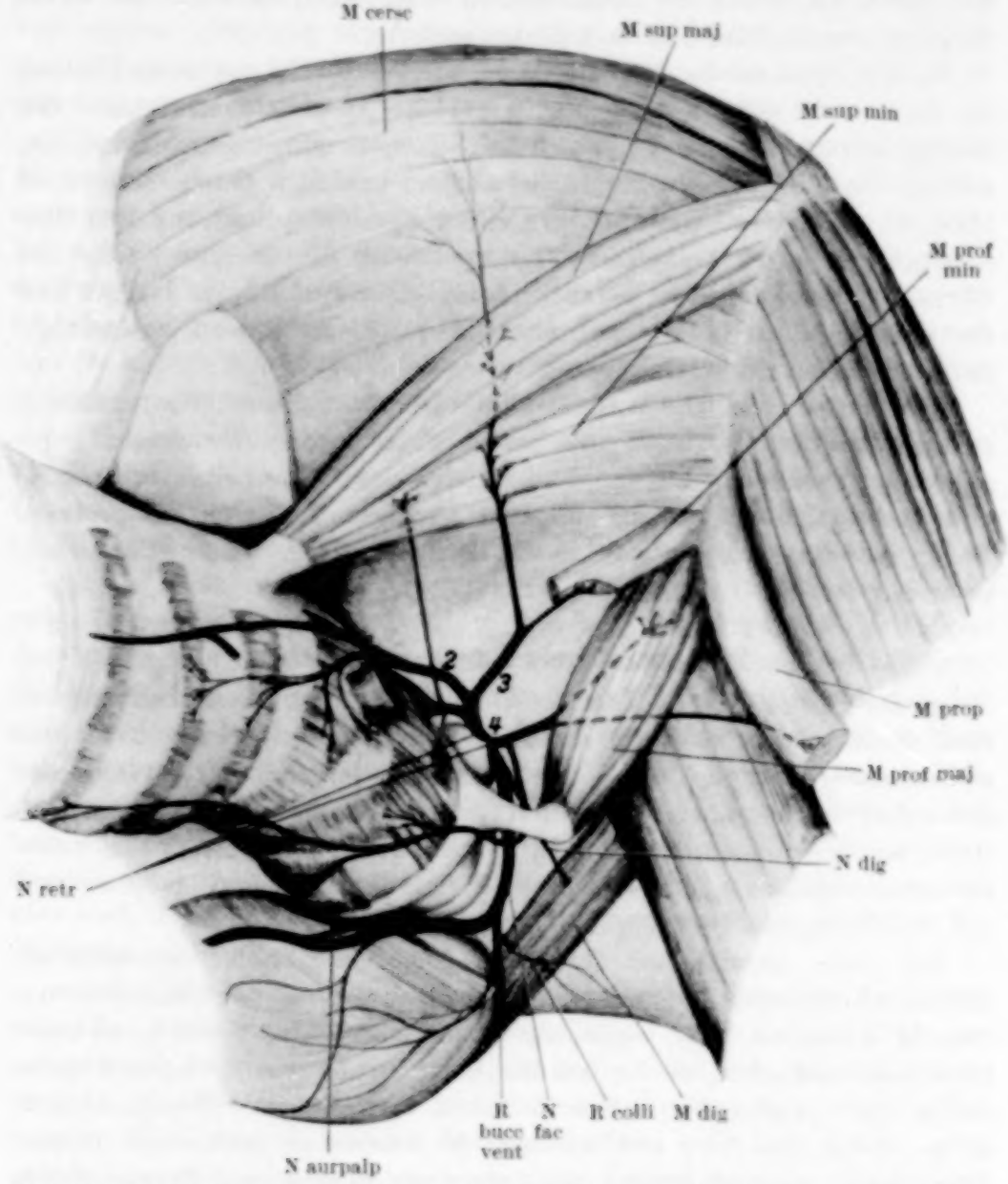


Abb. 10. Der Nervus facialis am Foramen stylomastoideum. M cerse *M. cervicoscutularis;* M dig *M. digastricus;* M prof maj *M. cervicoauricularis prof. major;* M prof min *M. cervicoauricularis prof. minor;* M prop *M. propatagialis;* M sup maj *M. cervicoauricularis superf. major;* M sup min *M. cervicoauricularis superf. minor;* N aurpalp *Nervus auriculopalpebralis;* N dig *N. digastricus;* N fac *N. facialis;* N retr *N. retroauricularis;* 1, 2, 3, 4 *Äste des N. retroauricularis;* R colli *Ramus colli;* R bucc vent *Ramus buccalis ventralis*

stärkere zieht über den *M. cervicoaur. superf. minor*, dann unter den *M. cervicoaur. superf. major* bis zum *M. cervicoscutularis*. Dabei treten zahlreiche Seitenäste in diese Muskeln ein.

Der vierte aus der Verzweigung hervorgehende Ramus wendet sich nach hinten und gabelt sich in drei Äste auf. Der dem Foramen nächste zieht unter dem knorpeligen Hebelarm hindurch und auf die Ohrmuschel. Hier innerviert er die basalen Muskelstreifen. Durch die beiden anderen Äste werden der *M. cervicoaur. prof. major* und der *M. propatagialis* versorgt.

Der Hauptstamm des *N. facialis* wendet sich nach seinem Austritt aus dem Foramen stylomastoideum ventralwärts. Von ihm gehen zahl-

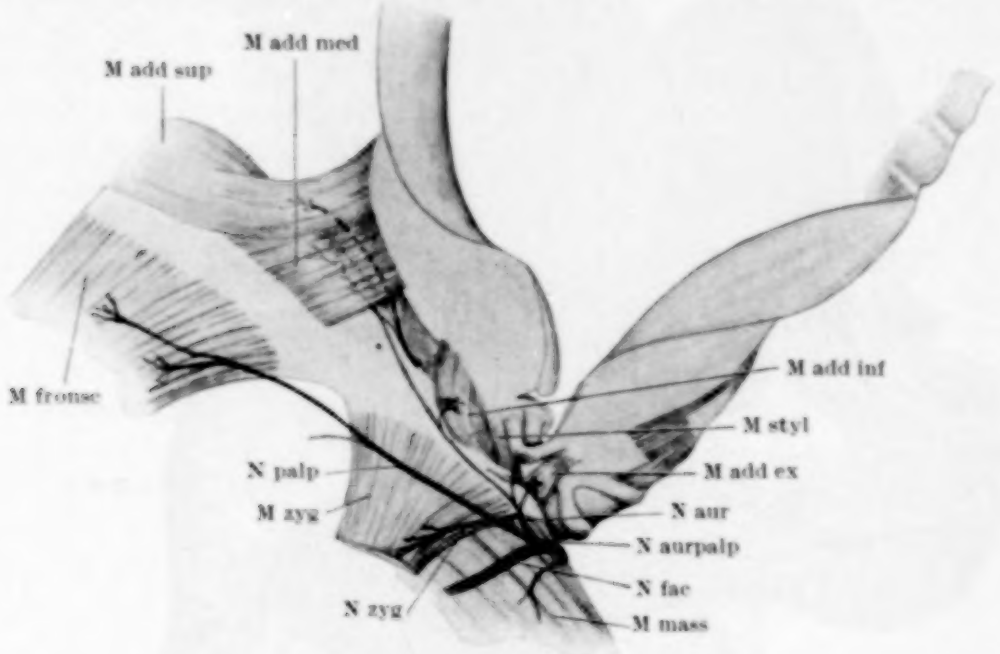


Abb. 11. Der Verlauf des *N. auriculopalpebralis*. M add ex *M. add. aur. externus;* M add inf *M. add. aur. inferior;* M add med *M. add. aur. medius;* M add sup *M. add. aur. superior;* M fronsc *M. frontoscutularis;* M mass *M. masseter;* M styl *M. styloauricularis;* M zyg *M. zygomaticus;* N aurpalp *N. auriculopalpebralis;* N aur *N. auricularis;* N palp *N. palpebralis;* N zyg *N. zygomaticus*

reiche Seitenäste aus. Für die Ohrmuskeln ist der *Nervus auriculopalpebralis* von Bedeutung, der auf dem *M. masseter* aus dem Hauptstamm hervorgeht (Abb. 11). Er gabelt sich bald in seine beiden Komponenten. Der aurikuläre Ast zieht am Vorderrand der Ohrmuschel auf der Fascia temporalis scheitelwärts und versorgt dabei die benachbarten Muskeln, den *M. add. aur. externus*, *M. add. aur. inferior*, *M. add. aur. medius* sowie die beiden kleinen Muskeln an den Ohrmuschelrändern. Im Bereich des mittleren Einwärtsziehers vereinigt sich der Nerv häufig mit einem Ast des *N. retroauricularis*.

Der palpebrale Ast zieht über den *M. zygomaticus*, dabei einen Ast an diesen Muskel abgebend, hinter dem Auge vorbei bis zu den Teilen des *M. frontoscutularis*, in denen er endet.

b) Die Cervicalnerven am Ohr und Hinterhaupt. Außer dem *N. facialis* beteiligen sich der Innervierung des Ohres Äste des 2. und 3. Cervicalnerven. Ein kräftiger Ast von C II und C III vereinigt sich nach dem Austritt und bildet den *N. auricularis magnus* (Abb. 12). Bedeckt von

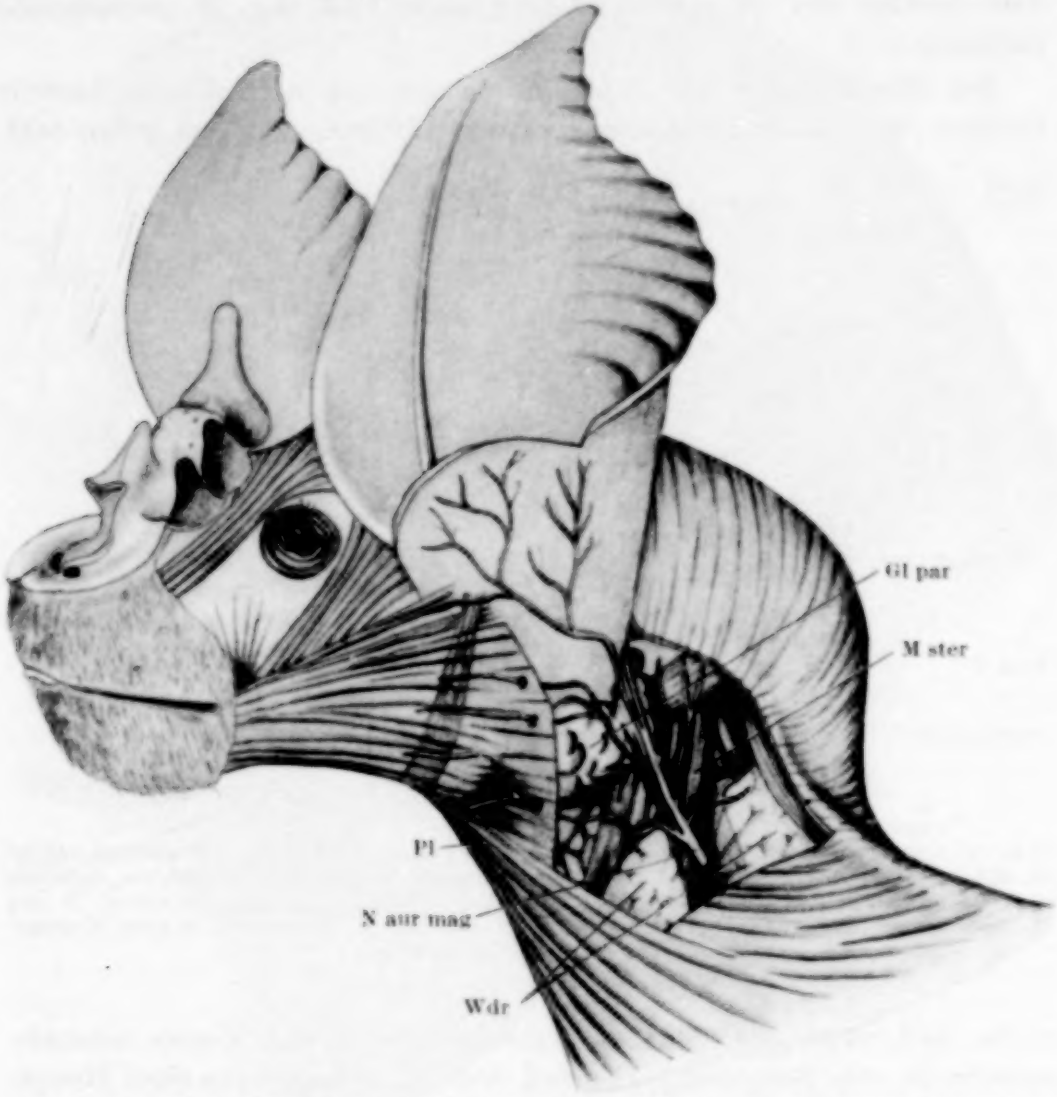


Abb. 12. Der Verlauf des *Nervus auricularis magnus.* (Platysma gefenstert). Gl par Glandula parotis; M ster *M. sternocleidomastoideus;* N aur mag *N. auricularis magnus;* Pl *Platysma;* Wdr „Winterschlafdrüse"

der „Winterschlafdrüse" zieht er vom Hinterrand des *M. sternocleidomastoideus* her über diesen Muskel in Richtung der Glandula parotis. Dabei spaltet er sich in zahlreiche Äste auf, die sich zunächst auf der Unterseite des Platysma befinden, dann durch dieses hindurchtreten und auf dessen Oberseite weiterziehen. Die beiden stärksten Äste wenden sich zur Ohrmuschel, wobei der eine vorwiegend den Antitragus bedeckt, der andere im Bereich des *M. transv. aur.* emporsteigt, sich mit einem

Ast des *N. facialis* vereinigt und gemeinsam mit diesem bis zur Ohrmuschelspitze zieht. Dieser Nerv enthält sensorische Fasern. Der *N. occipitalis major* ist ein Derivat des 2. Cervicalnerven. Als sehr kräftiger Nerv durchbohrt er die Nackenmuskulatur und erscheint

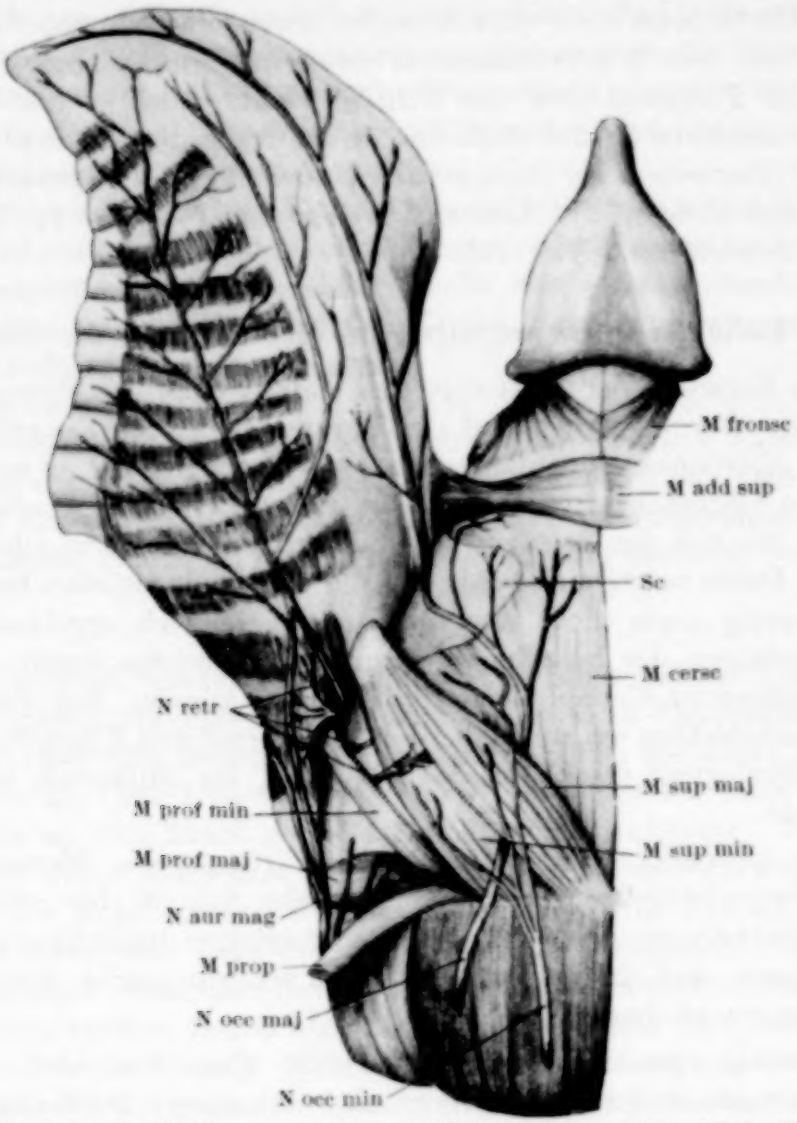


Abb. 13. Verlauf der Cervikalnerven auf dem Schädel und der Ohrmuschel. M add sup *M. add. aur. superior;* M cersc *M. cervicoscutularis;* M fronsc *M. frontoscutularis;* M prof maj *M. cervicoauricularis prof. major;* M prof min *M. cervicoauricularis prof. minor;* M prop *M. propatagialis;* M sup maj *M. cervicoauricularis superf. major;* M sup min *M. cervicoauricularis superf. minor;* N aur mag *N. auricularis magnus;* N occ maj *N. occipitalis major;* N occ min *N. occipitalis minor*

auf deren Oberseite in der Nähe des lateralen Randes, bedeckt vom *Platysma* (Abb. 13). Von hier zieht er über den Ursprung des *M. cervicoaur. superf. minor*, unter dem *M. cervicoaur. superf. major* hindurch auf den *M. cervicoscutularis*. Mehrere Seitenzweige ziehen auf diesem Muskel sowie der Kopf-Fascie bis zum *M. add. aur. superior*. Der Hauptast

wendet sich zur Ohrmuschel. Er zieht über das Scutulum, dann neben der deutlich erkennbaren Knorpelleiste bis zur Spitze der Ohrmuschel und gibt dabei zahlreiche Äste ab, die zum Vorderrand der Ohrmuschel gerichtet sind. Dieser Nerv enthält gleichfalls sensorische Fasern.

Schließlich ist noch ein schwacher Nerv zu erwähnen, *N. auricularis minor*, der dem 3. Cervicalnerven entstammt und in enger Verbindung mit dem *Platysma* über den Schädel zieht. Auch er durchbricht die Nackenmuskulatur und erscheint in der Nähe der Mediane des Halses auf der Oberseite, zieht dann auf der Unterseite des *Platysma* nach vorne. Er spaltet sich in drei Äste auf, welche das *Platysma* im Bereich der Heber innervieren (Abb. 13).

E. Die Rolle der Ohrbewegungen im Mechanismus der Schallpeilung

Die Kenntnis der Anatomie und Topographie des Bewegungsapparates der Ohrmuscheln schuf die Voraussetzung für Eingriffe an ihm. Durch Abtrennen der entsprechenden Nervenäste war es nun möglich, einzelne Ohrmuskeln oder auch alle außer Tätigkeit zu setzen und zu prüfen, wie sich der Bewegungsausfall auf die Orientierungsleistung auswirkt. Dabei zeigte sich bald, daß die Ausschaltung einzelner Muskeln gegenwärtig noch nicht sinnvoll ist, da die sich ergebenden feinen Abänderungen der Schallpeilung im Verhaltensexperiment noch nicht mit genügender Genauigkeit erfaßt werden können. Aus Zweckmäßigkeit beschränkten wir uns daher auf zwei Arten von Eingriffen, nämlich 1. die Stillegung einer Ohrmuschel und 2. die Stillegung beider Ohrmuscheln.

Zur Operation wurde in Narkose (S. 4) das Foramen stylomastoideum freigelegt und die Nerven beim Austritt durchtrennt. Eine erste Kontrolle der Ausfallserscheinungen erfolgte durch Filmaufnahmen. Sie ergaben, daß das Operationsziel voll erreicht wurde: Keinerlei Ohrbewegungen blieben übrig.

Einseitig operierte Tiere lassen keine Flugscheu oder andere bemerkenswerte Änderungen im Verhalten erkennen. Beidseitig operierte Tiere dagegen zeigen etwa 8—10 Tage lang eine auffällige Flugscheu. Sie peilen lange und intensiv, ohne sich zum Start zu entschließen. Von der Hand fliegen sie erst nach kräftigem Schütteln ab, versuchen dann aber schleunigst, einen neuen Aufhängeplatz zu erreichen. Dieses Verhalten läßt den Schluß zu, daß der Ausfall der Ohrbewegungen die Orientierungssicherheit erheblich beeinträchtigen muß. Nach einiger Zeit werden die Tiere wieder sicherer. In gewohnter Umgebung bewegen sie sich dann wieder fast normal. Das kann bei der starken Mitbeteiligung räumlicher Erinnerung bei der Orientierung der Fledermäuse nicht überraschen (Möhres u. Oettingen-Spielberg 1949). Wenn man die räumliche

Konstellation ändert oder die Versuche in einen fremden Raum verlegt, tritt die Beeinträchtigung wieder klar in Erscheinung.

Überraschend ist aber eine andere Feststellung. Nach dem Ausfall der Ohrbewegungen treten sehr kennzeichnende kompensatorische Kopfbewegungen auf. Mit dem Auftreten und der allmählich stärkeren Ausprägung dieser Kompensationsbewegungen werden die Tiere flugsicherer, ohne jedoch die volle normale Gewandtheit wieder zu erreichen.

Zur Erfassung der Minderung der Orientierungsleistung wurden zweierlei Versuchsanordnungen gewählt.

a) Zielversuche. Auf einen Lockruf hin mußten normale und operierte Tiere ein Ziel anfliegen. Es bestand aus einem zwischen zwei senkrechten Streben ausgespannten Faden oder Draht von jeweils verschiedener Dicke, an dem sich die Tiere mit den Krallen der Hinterbeine aus dem Flug zur Landung anzuhängen hatten.

b) Hindernisversuche. Hierbei war der Versuchsraum durch einen mit parallelen Drähten bespannten Holzrahmen in zwei Abteilungen geteilt. Auf einen Lockruf hin mußten die Tiere durch das Fadengitter von ihrem Rastplatz in der einen Abteilung zum Futterplatz in der anderen fliegen. Stärke und Anordnung der Drähte variierte.

1. Zielversuche

Die Dressur auf Landung am Faden wurde für normale und operierte Tiere gleichzeitig durchgeführt, da Hufeisennasen in Gesellschaft sich schneller veränderten Bedingungen anpassen. Schon bei dieser Dressur waren auffällige Unterschiede festzustellen. Die normalen Tiere lernten schnell, sich an dem Draht zum Futterempfang anzuhängen. Schickte man sie mit einem Mehlwurm weg, so kamen sie auf den Lockruf regelmäßig wieder angeflogen und landeten mit höchster Präzision. Die beiderseits operierten Tiere dagegen machten — angelockt durch die laut schmatzend fressenden Normaltiere — zwar ebenfalls Anflüge und versuchten zu landen, flogen aber meist kurz vor dem Draht steil aufwärts und über ihn hinweg. Mehrfach prallten sie auch mit dem Kopf oder mit dem Körper gegen den Draht. Allmählich lernten aber auch sie zu landen, jedoch zuerst meist nicht an dem Draht, sondern an den massiven seitlichen Spannstreben der Versuchsanordnung. Mehrmals ergab sich so das Bild, daß sämtliche normalen Tiere gereiht am Draht hingen, während alle beiderseits operierten Tiere an den Streben gelandet waren. Die einseitig operierten Tiere unterschieden sich nicht sehr von den normalen. — Die Dressur wurde solange fortgeführt, bis sämtliche operierten Tiere gelernt hatten, sich an dem Draht anzuhängen. Da die normalen Tiere meist zuerst an dem Draht gelandet waren, bedeutete deren Anwesenheit für die operierten natürlich eine zusätzliche Orientierungshilfe.

Für die eigentlichen Versuche wurde — bei sonst unveränderten Bedingungen — jeweils ein einziges Tier in den Versuchsraum geholt. Als Ziel wurden nacheinander Drähte von 1,75, 0,55, 0,3, 0,2 und 0,16 mm geboten. Wenn sich das Ziel immer an der gleichen Stelle befindet, wird für die erfolgreiche Landung nicht nur die unmittelbare Wahrnehmung des Drahtes maßgebend sein. Vielmehr wird ja das Ziel im Rahmen der allgemeinen räumlichen Erinnerung an dieser Stelle erwartet. Versagen beim Landen muß daher ganz besonders bewertet werden.

Das Ergebnis solcher Versuche ist überraschend. Bei einer Drahtstärke von 1,75 mm ist in der Landesicherheit bei normalen und einseitig operierten Tieren kein Unterschied festzustellen (Tabelle). Tiere beider Gruppen landen eigentlich bei jedem Anflug prompt und sicher. Beidseitig operierte Tiere haben jetzt bereits erhebliche Schwierigkeiten. Trotz der vorher erwähnten Orientierungserleichterung halten sich gelungene Landungen und Versagen die Waage. Kennzeichnend ist ein bestimmter Lokalisationsfehler. Die Tiere fliegen etwas zu hoch an, oder sie versuchen, sich zu hoch anzuhängen. Ein ähnliches Bild ergibt sich, wenn der Zieldraht 0,55 mm stark ist. Dieser mehr als dreimal dünnere Draht bedeutet weder für die Normaltiere noch für die einseitig operierten eine Erschwerung. Dagegen werden bei den beiderseits operierten Tieren die Landeleistungen noch schlechter. Die Landungen erreichen nicht einmal mehr die Hälfte der Anflüge. Der Fehler des Zu-hoch-Ortens prägt sich noch mehr aus.

Tabelle. *Übersicht über die Ergebnisse der Zielversuche*

Stärke des Zieldrahtes in mm	Anflüge normaler Tiere	Landungen	Umkehrflüge	Anflüge einseitig operierter Tiere	Landungen	Umkehrflüge	Anflüge beiderseits operierter Tiere	Landungen	Umkehrflüge oder Anpralle
1,75	40	38	2	20	17	3	42	20	22
0,55	44	37	7	20	20	—	27	8	19
0,33	51	50	1	25	8	17	48	15	33
0,2	36	2	34	20	—	20	19	—	19

Waren bisher normale und einseitig operierte Tiere im Versuch nicht zu unterscheiden, so zeigt sich bei einer weiteren Verminderung der Drahtstärke auf 0,33 mm bei den einseitig operierten Tieren ein überraschender Leistungsabfall. Sie sind jetzt fast genau so behindert wie die beiderseits operierten. Jedoch nähern wir uns jetzt einer Grenze. In diesem Zielversuch versagen bei weiterer Verminderung der Drahtstärke auf 0,2 mm und erst recht auf 0,16 mm auch die normalen Tiere. Alle Tiere der drei Gruppen landen nicht mehr an solch dünnen Fäden (Tabelle), obwohl sie emsig nach einer Landemöglichkeit suchen. Wie

spätere Versuche lehren, wäre es falsch, anzunehmen, daß auch intakte Große Hufeisennasen solche Fäden nicht mehr wahrnehmen können. Man mag daran denken, daß solch feine Strukturen nicht mehr in das Schema einer tragfähigen Landemöglichkeit passen.

Bei den bisher geschilderten Versuchen befand sich der als Landeziel dienende Draht stets in gleicher Höhe und Lage. In einer folgenden Versuchsgruppe wurde nun der Draht nach jeweils drei Anflügen bzw. Landungen um drei Zentimeter tiefer gesetzt. Da alle anderen Bestandteile der näheren und ferneren Umgebung unverändert blieben, konnte auf diese Weise ermittelt werden, ob die Tiere für die Landung sich wirklich in erster Linie nach der Lage des Drahtes richten und diesen lokalisieren und anfliegen oder ob sie vor allem größere Umgebungsmarken anpeilen. Wie erwartet, hatten nur die beiderseits operierten Tiere durch diese Höhenveränderung des Zieles Schwierigkeiten, während die normalen und einseitig operierten Tiere mit gleichbleibender Sicherheit landeten.

Fassen wir das Ergebnis der Zielversuche zusammen: Tiere mit beiderseits unbeweglich gemachten Ohren haben erhebliche Schwierigkeiten, an einem Zieldraht zu landen, Schwierigkeiten, die sich mit abnehmender Drahtstärke noch vergrößern. Kennzeichnend ist ein ganz bestimmter Lokalisationsfehler. Die Tiere greifen beim Versuch, sich am Draht anzuhängen, zu hoch. Einseitig operierte Tiere sind im allgemeinen nicht von normalen zu unterscheiden, erst bei geringer Drahtstärke (0,3 mm) treten auch bei diesen Tieren größere Schwierigkeiten als bei Normaltieren in Erscheinung.

II. Hindernisversuche

Die Zielversuche waren besonders wertvoll, um Unterschiede der Lokalisationsgenauigkeit aufzudecken. Hindernisversuche mit Drähten sind dagegen besser zur Ermittlung der Auflösungsfeinheit der Schallortung geeignet. Bei abnehmender Dicke kann ein Faden oder Draht längst aufgehört haben, einer Fledermaus zum Aufhängen geeignet zu erscheinen, bevor sie ihn als Hindernis nicht mehr berücksichtigt. Hier spielt natürlich auch Erfahrung eine wichtige Rolle. Es kann durchaus vorkommen, daß eine Fledermaus ein feinfädiges Hindernis beim ersten Mal nicht respektiert, anprallt und sich verfängt. Man würde daraus vielleicht schließen, daß es dem Tier nicht möglich wäre, das Hindernis zu erkennen. Aber mit der Wiederholung des Versuches ändert sich das Bild. — Auch die Form und die Anordnung des Hindernisses ist bei solchen Hindernisversuchen von Bedeutung. Bei gleicher Drahtstärke und gleichem Drahtabstand ist rein fliegerisch ein aus horizontal gespannten Drähten aufgebautes Hindernis bei nicht zu geringem Drahtabstand leichter zu passieren als ein aus senkrecht verlaufenden Drähten

bestehendes. — Bei sehr geringer Drahtstärke kann es vorkommen, daß ein Einzeldraht nicht mehr bemerkt und respektiert wird, während mehrere gleich starke Drähte, die parallel zueinander im Abstand von 10 cm verlaufen, noch wahrgenommen werden. Schließlich spielt auch die Stellung des Gitterhindernisses zum normalen Anflugsweg der Versuchstiere eine wichtige Rolle. Je nach der Anordnung werden Draht- oder Fadenhindernisse entsprechend den Reflexionsgesetzen des Schalles gut oder schlecht wahrnehmbar sein. Gut wahrnehmbar ist ein Gitter bei frontalem Anflug, gleichgültig, ob es aus horizontalen oder vertikalen Drähten besteht. Bei schrägem Anflug dagegen wird die Wahrnehmbarkeit eines senkrechten Gitters zunehmen, während die eines waagerechten Gitters abnimmt.

Auf Grund solcher in Vorversuchen gewonnener Erfahrungen wurden die Hindernisversuche in folgender Weise durchgeführt: Im 4,5 × 3,4 × 2,7 m messenden Versuchsraum wurde durch ein quergestelltes Gitter ein 1,4 × 3,4 × 2,7 m großer Bereich abgeteilt, in dem sich der Futterplatz befand. Das Gitter bestand aus einem Holzrahmen, dessen Seiten in einem Abstand von 2,5 cm mit Haken versehen waren. So konnte der Rahmen durch Bespannen mit horizontalen und vertikalen Drähten wechselnder Stärke in ein Gitter wechselnder Struktur verwandelt werden. Die Versuchstiere waren so dressiert, daß sie auf einen Lockruf von ihrem Rastplatz an der Schmalseite des größeren Teiles des Versuchsraumes zum Futterplatz an der anderen flogen und dabei das Gitter passierten. Protokolliert wurden die Zahl der Anflüge in Richtung Gitter, die Zahl der Durchflüge durch das Gitter zum Futterplatz, die Zahl der Anstöße am Gitter (getrennt nach leichtem und heftigem Anstoß) sowie das Verhalten der Tiere beim Versuch im ganzen. Zum Bespannen des Gitters wurden Kupferdrähte von 0,55, 0,2 und 0,9 mm sowie Perlonfäden von 0,065 und 0,030 mm verwendet.

Bei den ersten Versuchen waren die senkrechten Drähte im Abstand von 20 cm im Gitter gespannt, also enger als die Flügelspannweite der Großen Hufeisennase ausmacht. Diese Fledermäuse haben die Gewohnheit, vor dem Passieren eines solchen Hindernisses häufig in Gleitflug überzugehen. Mit den weit gestreckten Flügeln können sie das erwähnte Hindernis nicht passieren. Um hindurchzufliegen, müssen sie kurzfristig die Flügel anwinkeln. Solches Verhalten weist somit deutlich darauf hin, daß die Tiere das Hindernis wahrgenommen haben.

0,55 mm dicke Drähte werden von normalen Tieren mit Sicherheit ausgemacht und respektiert. Die Tiere kehren entweder vor dem Hindernis um oder durchqueren es. Dabei zeigen sie große Geschicklichkeit. Allerdings kommt es relativ häufig vor, daß die Drähte mit den Flügeln berührt werden, niemals jedoch stoßen normale Tiere mit dem Rumpf oder gar mit der Schnauze gegen die Drähte.

Die Beeinträchtigung der beiderseits operierten Tiere ist deutlich erkennbar. Zunächst zeigen sie eine weit geringere Neigung, sich mit dem Hindernis auseinanderzusetzen. Während normale Tiere immer wieder an das Gitter heranfliegen und erkunden, beträgt die Zahl der Anflüge beiderseits operierter Tiere in der gleichen Zeitspanne nur etwa 40%. Außerdem führt bei den operierten Tieren ein Anflug seltener zum Passieren des Hindernisses, sie kehren also öfter um. Auf 100 Anflüge zum Gitter kommen bei normalen Tieren 44 Durchflüge; jeder zweite Anflug führt zum Durchfliegen des Gitters. Bei den beidseitig operierten Tieren dagegen kommen auf 100 Anflüge (Gesamtzahl 154) nur 19 Durchflüge. Nur jeder fünfte Anflug führt zum Durchflug. Beim Durchfliegen des Gitters stoßen sie viel häufiger an als intakte oder einseitig operierte Tiere. Kein einziger Durchflug erfolgt hier fehlerfrei. Insbesondere prallen die operierten Tiere nicht selten mit dem Kopf gegen das Hindernis. — Einseitig operierte Tiere unterscheiden sich nicht von Normaltieren.

Wie sehr es auf die Form des Hindernisses ankommt, lehrt der Vergleichsversuch, bei dem Fäden gleicher Stärke und gleichen Abstandes horizontal gespannt sind. Die geringere Neigung, sich mit dem Hindernis auseinanderzusetzen, zeigt sich bei den beidseitig operierten Tieren auch hier. Auf 304 Anflüge intakter Tiere kommen 162 Anflüge operierter Tiere. Bei den intakten führt wiederum jeder zweite zum Durchflug (52,6% der Anflüge). Auch bei den operierten Tieren ist der Erfolg jetzt besser. Fast jeder zweite, mindestens aber jeder dritte Anflug führt bei ihnen zum Durchflug (37,6%). Die Zahl der Anstöße ist wesentlich geringer als beim vertikalen Gitter. Ein horizontales Gitter ist also ein leichter zu nehmendes Hindernis und daher zur Ermittlung von Leistungsunterschieden der Schallortung wenig beeignet. Das ergibt sich schon aus dieser ersten Versuchsserie. Wir haben aber trotzdem auch bei den folgenden Versuchen Vergleichsexperimente mit Horizontalgittern durchgeführt, um völlige Klarheit zu bekommen. Eine weitere Besonderheit der Horizontalgitter muß erwähnt werden. Manche beidseitig operierten Versuchstiere lösen die gestellte Aufgabe in kennzeichnender Weise. Sie durchfliegen das Hindernis mit Zwischenlandung. Dabei hängen sie sich zuerst an den waagrechten Drähten an, orten von dort aus erneut und kommen leicht auf die andere Seite. Unabhängig voneinander entwickeln fast alle operierten Tiere diese typische Methode.

Versuche mit vertikalen Drähten von 0,32 mm Stärke ergaben im wesentlichen übereinstimmende Ergebnisse. Die Durchschnittsleistung ist bei dieser Versuchsreihe besser als bei den Versuchen mit 0,55 mm starken Drähten. Da diese Versuche zeitlich an die mit 0,55 mm-Drähten anschließen, sind die Tiere inzwischen mit der Art des Hindernisses vertrauter. Der Unterschied zwischen unversehrten und operierten

Tieren prägt sich jedoch auch hier klar aus. Die operierten Tiere fliegen seltener das Hindernis an und setzen sich nicht so intensiv mit ihm auseinander; die Zahl der Durchflüge ist gering. Vor allem fällt aber auch hier wieder auf, daß fast jeder Durchflug mit einem heftigen Anstoßen am Gitter verbunden ist (92,6% der Durchflüge beim Gitter aus senkrechten, 20 cm voneinander entfernten Drähten).

Das Gitter aus horizontalen Drähten erweist sich in dieser Versuchsreihe erneut als weniger geeignet, Leistungsunterschiede zwischen normalen und beidseitig operierten Tieren zu erfassen. Auch die operierten Tiere passieren diese Gitter mit nur geringen Schwierigkeiten, allerdings schalten sie die Möglichkeit zum Anprallen wieder weitgehend dadurch aus, daß sie zuerst an dem Draht des Gitters zwischenlanden und von dort erneut starten. Ein operiertes Tier verfiel nicht auf diese Lösung: Es machte 44 Anflüge, riskierte kein einziges Mal durchzufliegen und prallte beim Wenden kurz vor dem Gitter viermal an!

Gitter von nur 0,09 mm dicken Drähten, senkrecht im Abstand von 20 cm gespannt, geben ein anderes Bild. Nun läßt sich nicht mehr übersehen, daß solch feine Fäden auch von den normalen Tieren nicht mehr sicher erkannt — oder sagen wir vorsichtiger — nicht mehr zuverlässig respektiert werden. Dementsprechend ist nun auch ein Zögern der operierten Tiere vor dem Durchflug nicht mehr erkennbar. Die Normaltiere und die operierten Tiere verbinden jeden Anflug mit einem Durchflug (Normaltiere 74 Anflüge, davon 92% Durchflüge, beiderseits operierte Tiere 43 Anflüge, davon 100% Durchflüge beim senkrecht gespannten Gitter!). Daß aber die Chancen für normale und operierte Tiere noch keineswegs gleich geworden sind, zeigt die Anprallhäufigkeit: Die Normaltiere prallten bei 53% aller Durchflüge kräftig an, die beiderseits operierten bei 100% aller Durchflüge. — In dieser Serie wurden keine Versuche mehr mit waagrecht gespannten Gittern durchgeführt.

Um die Bedingungen der Wahrnehmbarkeit von 0,09 mm Drähten genauer zu prüfen, wurde anschließend ein quadratmaschiges Gitter mit 5 cm Maschenweite und ein solches mit 2,5 cm Maschenweite geprüft. Derartige Gitter können nun nicht mehr durchflogen werden, die Tiere können nur versuchen hindurchzufliegen, verfangen sich aber dabei häufig im Netz. Diese Versuche zeigen nun, daß bei gleichbleibender Fadendicke zunehmende Fadendichte das Hindernis besser wahrnehmbar macht. Je dichter das Quadratgitter, um so seltener werden die Durchflugsversuche, um so häufiger kehren die Tiere im Anflug um. Beim 5 cm-Quadratgitter waren bei den intakten Tieren 61,1% der Anflüge Durchflugsversuche, in 38,9% kehrten die Tiere um. Dagegen versuchten die normalen Tiere beim 2,5 cm-Quadratgitter nur in 21,7% der Anflüge durchzufliegen, in 78,3% kehrten sie um. Entsprechende Zahlen ergaben sich auch bei den beiderseits operierten Tieren. Auch bei ihnen änderte

sich das Verhältnis Durchflugsversuche/Umkehrflüge bei zunehmender Gitterdichte. Allerdings lassen die Prozentwerte auch hier noch die Beeinträchtigung des Ortungsvermögens der operierten Tiere erkennen. Beim 5 cm-Gitter ergaben sich 77,2% Durchflugsversuche, beim 2,5 cm-Gitter 42,1%.

Versuche mit noch feineren Perlonfäden brachten entsprechende Ergebnisse. Geprüft wurden Fäden von 0,065 und 0,03 mm. Ein Parallelgitter aus 0,065 mm starken, senkrecht gespannten Perlonfäden mit einem Fadenabstand von 20 cm respektierten weder normale noch operierte Tiere erkennbar. 93% aller Anflüge führten bei den intakten, 96% bei den beiderseits operierten Tieren zum heftigen Anprall, nur in 7% (4%) der Anflüge kehrten die Tiere vor dem Gitter um. Nach dem Protokoll zu urteilen, spielte in diesen Fällen wahrscheinlich die Erfahrung des vorangegangenen Anpralles eine Rolle. Ein aus 0,065 mm starken Fäden bestehendes Quadratgitter von 2,5 cm Maschenweite veranlaßte dagegen intakte Tiere in 77%, die beiderseits operierten in 69% der Anflüge zur Umkehr. Selbst Gitter aus 0,03 mm starken Fäden wurden bei genügender Dichte noch erkannt. Ein senkrechtes Parallel- oder ein Quadratgitter mit einem Fadenabstand von 10 cm stellte kein Hindernis dar. Bei jedem Anflug flogen die Tiere ohne jedes Zögern hinein. Wurde die Maschenweite des Quadratgitters auf 5 cm herabgesetzt, dann kehrten die Normaltiere in 51% der Anflüge um. Die beiderseits operierten Tiere erwiesen sich als viel unsicherer, denn 90% ihrer Anflüge führten in das Netz. Weitere Verminderung der Maschenweite des Netzes auf 2,5 cm veranlaßte die Normaltiere in 89% der Fälle zur Umkehr. Die Häufigkeit des Umkehrens nahm auch bei den beiderseits operierten Tieren zu, aber doch wesentlich geringer (35%).

Bei Beurteilung der angeführten Zahlenwerte muß man im Auge behalten, daß das Verhalten der Tiere gegenüber dem Netzhindernis in einer mitunter schwer zu übersehenden Weise von Erfahrungen mitbestimmt wird. Dem Beobachter bietet sich meist ein klareres Bild, als es aus den Zahlen erscheint. Man muß ja immer daran denken, daß die Versuchstiere durch den Dressurlaut der Futterdressur verlockt werden, in ein Gitter hineinzufliegen, das sie ohne den Lockton auf jeden Fall vermeiden würden. Eine Umkehr kann bedeuten, daß das Tier das Netz wahrgenommen hat, aber auch, daß es sich noch an den vorhergegangenen heftigen Anprall nachhaltig erinnert. Ein Tier, das einmal, selbst unter großen Schwierigkeiten, durch ein enges Netz hindurchgekommen ist und Futter erhalten hat, wird nachdrücklicher versuchen, das Netz zu passieren, ohne daß man daraus schließen dürfte, daß es das Netz nicht genügend wahrnehmen könnte. Wir haben in Zweifelsfällen das Verhalten der Tiere immer negativ gewertet, d. h. die angeführten Zahlenwerte stellen Minimalwerte dar.

Da sich in den letzten Versuchen zeigte, daß die Wahrnehmbarkeit eines Gitters nicht nur von der Fadendicke, sondern auch wesentlich von der Fadendichte abhängt, wurde nun noch eine Versuchsserie durchgeführt, bei der das Hindernis nur aus einem einzigen Faden bestand. Der Versuchsraum war durch eine Wand unterteilt, in deren Mitte ein senkrechter Spalt von 28 cm Breite offenstand. In diesen Spalt wurde nun in der Mitte ein einziger senkrechter Faden gespannt, dessen Stärke von 0,55—0,03 mm vermindert wurde. Ohne den Faden konnten die Hufeisennasen den Spalt ohne jegliche Schwierigkeiten passieren. Der Faden aber sperrte den Durchflug. Nur wenn die Tiere ihre Flügel ganz hoch nahmen, konnten sie rechts oder links vom Faden passieren. Aus der Umkehr vor dem Hindernis oder seinem Passieren ohne stärkeren Anstoß konnte darauf geschlossen werden, wieweit Einzelfäden noch wahrgenommen werden. Das Ergebnis dieser Versuche läßt sich kurz dahingehend zusammenfassen: Einzelfäden bis 0,09 mm Stärke werden zuverlässig erkannt, noch feinere (0,065 und 0,03 mm) dagegen nicht mehr. Die operierten Tiere setzen sich, wie bereits früher erwähnt, weniger intensiv mit dem Hindernis auseinander. Aus äußeren Gründen konnten nur relativ wenige Versuche (43 mit normalen, 29 mit beiderseits operierten Tieren) durchgeführt werden. Daher und aus anderen methodischen Gründen ließ sich ein gesicherter Unterschied in der Wahrnehmungsfähigkeit zwischen operierten und nichtoperierten Tieren bei diesen Versuchen nicht mehr ermitteln.

F. Diskussion der Ergebnisse

Die neu gewonnenen Ergebnisse bestätigen und erweitern die bereits früher gemachten Feststellungen über die Bedeutung der Bewegungen der Ohren bei der Schallortung (MÖHRES 1953). Die damals angewandte Untersuchungstechnik (Fixieren der nach hinten umgeklappten Ohrmuscheln am Kopf, Abtragen der Ohrmuscheln) war freilich verschieden und weniger einwandfrei. Eine Beeinträchtigung der Leistungsfähigkeit der Schallpeilung konnte unter diesen Umständen auch einem Ausfall oder einer Veränderung der Sensibilität der Ohrmuscheln zugeschrieben werden. Bei unseren jetzigen Versuchen besteht dieser Einwand nicht mehr. Die beobachtete Abnahme der Orientierungsleistung läßt nun einen einwandfreien Schluß auf die normale Rolle der Ohrbewegungen im Mechanismus der Schallortung zu.

Bestätigt wird zunächst die frühere Feststellung, daß bei den Rhinolophiden jedes Ohr für sich allein die volle Orientierungsleistung zu sichern vermag. Die Orientierungssicherheit von Tieren mit einem unbeweglich gemachten Ohr unterscheidet sich fast nicht von der intakter Tiere. Beidseitig operierte Tiere dagegen zeigen Flugscheu und kennzeichnende Beeinträchtigung der Orientierungsgenauigkeit. Mit Nachdruck muß

hervorgehoben werden, daß der Ausfall der Ohrbewegungen die Leistungsfähigkeit der akustischen Orientierung nur beeinträchtigt, aber keineswegs aufhebt. Die Ohrbewegungen, so auffällig und für die Rhinolophiden kennzeichnend sie auch sein mögen, sind doch nur ein wichtiges, aber kein wesentliches Element des Schallpeilmechanismus. Sie sind für eine genaue Lokalisation von Objekten unerläßlich, nicht aber für eine Wahrnehmung von Objekten überhaupt. Diese Feststellung entzieht an sich durchaus berechtigten Hypothesen, die in Dopplereffekten ein maßgebendes Element der Ultraschallpeilung der Hufeisennasen sehen wollen (KLEESATTEL 1952, PYE, mündliche Mitteilung), ein gutes Stück Boden. Selbstverständlich müssen bei der Aussendung von Orientierungslauten im Flug Dopplereffekte auftreten. Auch die Ohrbewegungen erfolgen schnell genug, um Dopplereffekte möglich zu machen. Man darf damit rechnen, daß die Hufeisennasen solche Effekte bei der Schallorientierung mitverwerten, aber von grundlegender Bedeutung können sie bei der Schallorientierung der Hufeisennasen nicht sein. Früher schon (MÖHRES 1953, S. 575) wurde betont, daß die Schallpeilung nicht nur dem fliegenden, sondern auch dem ruhig hängenden Tier in gleicher Weise möglich ist. Das spricht gegen eine fundamentale Bedeutung flugbedingter Dopplereffekte im Orientierungsmechanismus. Die jetzt gemachte Feststellung, daß eine — wenn auch vergröberte — Gegenstandswahrnehmung auch ohne Ohrbewegungen möglich ist, hebt auch die Möglichkeit auf, den durch die Ohrbewegungen hervorgerufenen Dopplereffekten eine grundlegende Bedeutung im Ortungsmechanismus zuzuschreiben.

Was aber ist denn nun der fundamentale Vorgang des Ortungsmechanismus der Hufeisennasen? Zur Beantwortung dieser Frage scheint uns eine nach beidseitiger Operation regelmäßig auftretende kompensatorische Verhaltensänderung von Bedeutung zu sein. Nach der Operation beobachtet man auffällige, rhythmische Kopfbewegungen, die nach Tempo, Richtung und Ausmaß als funktioneller Ersatz der ausgefallenen Ohrbewegungen erscheinen. Ein solcher Ersatz kann nicht vollkommen sein; die alternierenden Bewegungen der Ohren können durch Kopfbewegungen nicht voll ersetzt werden. Nach den Erfahrungen über den Mechanismus des Richtungshörens spielen rhythmische Kopfbewegungen geringer Amplitude beim Menschen mit seinen unbeweglichen Ohrmuscheln für das Richtungshören nach dem Intensitätsprinzip die entscheidende Rolle (KLENSCH 1949). Man wird die kompensatorischen Kopfbewegungen der Hufeisennasen kaum in einem anderen Sinne deuten können, als daß dadurch ein Ersatz für die durch die Immobilisierung der Ohren beeinträchtigte Intensitätsabschätzung geschaffen wird. Wir sehen deshalb in dem Auftreten dieser kompensatorischen Kopfbewegungen eine besondere Stütze für unsere Auffassung,

daß das wichtigste Element der Schallortung der Hufeisennasen in einer Intensitätsmessung oder -schätzung besteht und daß die Ohrbewegungen normalerweise eine genauere Ermittlung der Intensitätsverteilung des reflektierten Peilschalles ermöglichen.

In diesem Zusammenhang mag ein erläuterndes Wort am Platze sein. GRIFFIN (1958) hat die Frage gestellt — und verneint —, ob es schon sinnvoll sei, von verschiedenen Funktionstypen der Fledermaus-Schallortung zu sprechen. Wir können ihm hierin nicht zustimmen. Ohne Zweifel ist die Fledermaus-Schallortung ein vielschichtiges funktionelles Gefüge. Wenn wir Intensitätspeilung und Zeitdifferenzpeilung, Rhinolophiden- und Vespertilionidentypus unterscheiden, dann wollen wir aus diesem Geflecht einen nach unseren jetzigen Konntnissen jeweils besonders wichtigen, ja fundamentalen Zug herausheben, ohne damit die zweifellose Komplikation unzulässig zu vereinfachen. Darauf ist auch früher schon (MÖHRES 1953) mehrfach hingewiesen worden. Ohne Arbeitshypothesen aber, die auf den bereits gewonnenen Ergebnissen basieren, sie einschließen und Gerüste für weitere experimentelle Fragestellungen liefern, wird man auch bei diesem Fragenkreis nicht auskommen.

Wenn also z. B. bei einer bestimmten Fledermausart als wesentliches Element der Schallortung eine Zeitdifferenzpeilung oder Intensitätsdifferenzpeilung angenommen wird, dann soll das nicht bedeuten, daß andere physikalische Möglichkeiten einer Schallortung überhaupt nicht verwendet würden. Die von uns postulierten Typen sollen Spezialisierungsrichtungen, aber nicht von vornherein extreme Spezialisierung ausdrücken.

Betrachten wir nun die Verschlechterung der Orientierungsleistungen nach Ausfall der Ohrbewegungen, so sind zwei Hauptpunkte hervorzuheben: Verschlechterung der Lokalisationsgenauigkeit und Verschlechterung der Auflösungsfähigkeit.

Der Ausfall der Ohrmuschelbewegungen beeinträchtigt die Lokalisationsgenauigkeit in einer kennzeichnenden Weise. Wie sich besonders bei den Zielversuchen zeigt, werden die Objekte falsch, und zwar zu hoch lokalisiert. Diese Fehlleistung ist nicht leicht zu verstehen. Wir sehen gegenwärtig nur folgende Deutungsmöglichkeit: Ein Richtungshören mit beweglichen Ohrmuscheln setzt eine ständige Kontrolle des Bewegungsspieles der Muscheln durch Propriozeptoren und eine laufende Integration der von den Propriozeptoren kommenden Meldungen mit den akustischen Wahrnehmungen voraus. Durch die Stillegung der Ohrmuscheln bleibt die exterozeptorische und propriozeptorische Sensibilität der Muscheln im wesentlichen unbeeinträchtigt. Die akustische Wahrnehmung der reflektierten Orientierungslaute wird nun beim operierten Tier nicht mehr mit Meldungen wechselnder Ohrstellungen,

sondern nur mit der relativ unveränderlichen Meldung der Stellung des postoperativ immobilisierten Ohres verknüpft. Diese Ohrstellung aber entspricht nach den Reflexionsgesetzen dem Hinhorchen nach einem über der Kopflängsachse gelegenen Sektor.

Auch die unbestreitbare Verminderung der Auflösungsfähigkeit der Schallortung nach Ausfall der Ohrbewegungen ist nicht leicht zu deuten. Folgende Zusammenhänge mögen dabei eine Rolle spielen: Durch die Fixierung der Ohrmuschel in einer bestimmten Stellung kann von den meisten Punkten der Umgebung reflektierter Schall nicht mehr optimal durch die Muschel in den Gehörgang gesammelt werden. Schwache Widerhallintensitäten können auf diese Weise unter die Schwelle der Wahrnehmbarkeit geraten. Besonders nahe gelegene Objekte werden normalerweise mit parallel oder leicht konvergent gestellten Ohrmuscheln angepeilt. Bei den operierten Tieren dagegen stehen die Muscheln unveränderlich leicht nach außen gedreht. Auch dadurch muß die Wahrnehmbarkeit schwacher Widerhallintensitäten verschlechtert werden. Schließlich ist daran zu denken, daß die kompensatorischen Kopfbewegungen zwar einerseits geeignet erscheinen, den Ausfall der Ohrbewegungen teilweise wettzumachen, aber andererseits die Schallpeilung von der Senderseite erschweren müssen. Bei den Kopfbewegungen wird ja auch der ausgesendete Schallkegel hin und her bewegt. Da der Schallkegel einen ausgeprägten Intensitätsabfall nach den Seiten aufweist (Möhres 1953), so bedeuten schon geringe Schwankungen des Kegels starke Schwankungen der Intensität des ein Objekt treffenden Peilschalles. Dadurch muß die Wahrnehmbarkeit von Gegenständen durch Schallpeilung ganz allgemein verschlechtert werden.

Die gegenwärtige Untersuchung hat gezeigt, daß die Auflösungsfähigkeit des Schallortungsmechanismus der Großen Hufeisennase erstaunlich gut ist, sie hat aber auch gezeigt, daß die Art der verwendeten Versuchsanordnung (Dichte der Draht- oder Fadenanordnung) das Ergebnis mitbestimmt. Bei der gegebenen Versuchsanordnung wurden Fäden von 0,1 mm noch klar erkannt und respektiert, während noch feinere nicht mit Sicherheit vermieden wurden. Es ist nicht wahrscheinlich, daß 0,1 mm die wirkliche Grenze der Auflösungsfähigkeit des Ortungsmechanismus der Großen Hufeisennase ist. Durch Verfeinerung der Versuchsanordnung wird die Auflösungsschwelle zweifellos noch auf einen etwas kleineren Wert vermindert werden können. Bei feinen Fäden wird es dem Experimentator schwer, zu entscheiden, ob eine Fledermaus den Faden deswegen nicht mehr vermeidet, weil sie ihn nicht wahrnimmt oder weil Fäden solch geringer Stärke nach ihrer Erfahrung kein ernsthaftes Flughindernis darstellen. Schließlich befindet sich das Versuchstier bei solchen Versuchen in einer Zwangssituation. Der futterverheißende Lockton kommt von der anderen Seite

des Gitters. Um zum Futter zu gelangen, muß das Tier bei engeren Gittern die Gefahr des Anprallens an das Hindernis in Kauf nehmen. Je hungriger die Fledermaus ist, um so weniger läßt sie sich auch durch vorangegangene Anprallserfahrungen hindern, den Durchflug zu versuchen. Wegen des Einflusses der Methodik ist es vorerst schwierig, die Auflösungsfähigkeit des Schallortungsmechanismus der Großen Hufeisennase mit den Leistungen anderer Fledermausarten zu vergleichen. Immerhin erscheint trotz dieser Einschränkung der Peilmechanismus der Rhinolophiden hinsichtlich des Auflösungsvermögens dem der Vespertilioniden (GRIFFIN 1958) überlegen.

Zieht man mit aller gebotenen Vorsicht die Schlußfolgerungen aus den gewonnenen Ergebnissen, so muß man feststellen, daß nach wie vor für die Rhinolophiden eine Intensitätspeilung als Grundvorgang der Schallortung die größte Wahrscheinlichkeit besitzt. Nur im Rahmen einer solchen Vorstellung sind die Ergebnisse der Ausschaltversuche verständlich. Ausschaltung der Ohrbewegungen versetzt eine Hufeisennase keineswegs in den Status des Vespertilionidentyps, vielmehr bleiben die Unterschiede beider Typen voll ausgeprägt. Die Verbesserung der Ortungsleistung durch die Ohrbewegungen ist nur verständlich, wenn der Grundvorgang in einer Abschätzung der Intensitätsunterschiede des von der Umgebung reflektierten Orientierungsschalles besteht. Nur eine Intensitätspeilung kann durch Bewegungen der Ohrmuscheln in solchem Ausmaß verbessert werden.

Die hier gewonnenen Ergebnisse schneiden eine Reihe von Fragen zum Orientierungsmechanismus der Hufeisennasen neu an. Weiter eröffnen sich experimentelle Angriffspunkte, insbesondere hinsichtlich der Möglichkeit, die Rolle der Propriozeptoren des Ohrmuschelapparates im Peilvorgang zu prüfen. Hier sollen weitere Untersuchungen anschließen.

Zusammenfassung

1. Die bei den Rhinolophiden mit der Schallortung verknüpften Ohrbewegungen lassen vier verschiedene, einander überlagernde Komponenten erkennen: alternierende Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen der beiden Ohren, Seitwärtsdrehen unter gleichzeitigem Einrollen der Muscheln, konvergente Drehungen beider Muscheln, Bewegungen geringer Amplitude und hoher Geschwindigkeit nach links und rechts (Vibrieren).

2. Beim Flug in hindernisfreier Bahn vereinfacht und verlangsamt sich das Bewegungsspiel der Ohren. Der volle Bewegungsablauf setzt regelmäßig bei Annäherung an ein Hindernis oder Ziel wieder ein.

3. Der Bewegungsapparat der Ohrmuscheln der Rhinolophiden entspricht in den Grundzügen dem allgemeinen Schema des Säugerohres. Spezielle Anpassungen an die besonderen Leistungen sind jedoch klar erkennbar.

4. Ausfall der Ohrbewegungen bei erhaltener Sensibilität setzt die Leistungsfähigkeit der Schallortung erheblich herab, ohne jedoch die Schallortung unmöglich zu machen. Die Ohrbewegungen dienen also der Verbesserung der Ortungsleistung, bedingen sie aber nicht.

5. Stillegung nur eines Ohres hat nur geringen oder gar keinen Einfluß auf die Orientierungsleistung. Auch in bezug auf die Ohrbewegungen erweisen sich die beiden Muscheln als weitgehend unabhängig arbeitende Systeme.

6. Nach Ausfall der Ohrbewegungen ist einerseits die Feinheit des Auflösungs-, andererseits die Genauigkeit des Lokalisationsvermögens herabgesetzt.

7. Nach Ausfall der Ohrbewegungen treten kompensatorische Kopfbewegungen in Erscheinung, die die Ohrbewegungen für eine Ortung nach dem Prinzip der Intensitätspeilung funktionell teilweise ersetzen können.

Literatur

Baum, H., u. Fr. Kirsten: Vergleichend anatomische Untersuchungen über die Ohrmuskulatur verschiedener Säugetiere. Anat. Anz. **24**, 33—74 (1904).

Boas, J. E. V., u. S. Paulli: Über den allgemeinen Plan der Gesichtsmuskulatur der Säugetiere. Anat. Anz. **33**, 497—512 (1908).

Dijkgraaf, S.: Over een merkwaardige functie van den gehoorzin bij vleedermuizen. Versl. Ned. Akad. Wetensch., Afd. Naturk. **52**, 622—627 (1943).

— Die Sinneswelt der Fledermäuse. Experientia (Basel) **2**, 438—448 (1946).

Ellenberger, W., u. H. Baum: Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891.

— — Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin: Springer 1943.

Galambos, R., and D. R. Griffin: Obstacle avoidance by flying bats; the cries of bats. J. exp. Zool. **89**, 475—490 (1942).

Griffin, D. R.: Acoustic orientation in the oil bird, *Steatcornis*. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **39**, 884—893 (1953).

— Bat sounds under natural conditions, with evidence for the echolocation of insect prey. J. exp. Zool. **123**, 435—466 (1953).

— Listening in the dark. New Haven 1958.

Griffin, D. R., and R. Galambos: Obstacle avoidance by flying bats. Anat. Rec. **78**, 95 (1940).

—, and A. Novick: Acoustic orientation of neotropical bats. J. exp. Zool. **130**, 251—300 (1955).

Grinnell, A. D., and D. R. Griffin: Sensitivity of echolocation in bats. Biol. Bull. **114**, 10—22 (1958).

Günther, K.: Die topographische Myologie des Pferdes, mit besonderer Berücksichtigung der lokomotorischen Wirkung der Muskeln. Hannover 1866.

Huber, E.: Über das Muskelgebiet des N. facialis bei Katze und Hund, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Facialismuskulatur der Säuger. Anat. Anz. **51**, 1—17 (1918/19).

— Über das Muskelgebiet des N. facialis, nebst allgemeinen Betrachtungen über die Facialismuskulatur. Morph. Jb. **52**, 1—110 (1923).

— Zur Morphologie des M. auriculo-mandibularis der Säugetiere. Anat. Anz. **58**, 8—26 (1924).

Kleesattel, C.: Zur Ultraschall-Orientierung der Fledermäuse. Naturwissenschaften **39**, 574 (1952).
Klensch, H.: Die Lokalisation des Schalles im Raum. Naturwissenschaften **36**, 145—149 (1949).
Medway: Echo-Location among Collocalia. Nature (Lond.) **184**, 1352—1353 (1959).
Möhres, F. P.: Nährhefeflocken als Futtergrundlage in der Fledermaushaltung. Die Aqu. Terr. Z. **1**, 60—61 (1948).
— Über Haltung und Pflege von Fledermäusen. Zool. Garten **18**, 217—227 (1951).
— Über eine neue Art von Ultraschall-Orientierung bei Fledermäusen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven, S. 179—186, 1951.
— Über die Ultraschallorientierung der Hufeisennasen (Chiroptera — Rhinolophinae). Z. vergl. Physiol. **34**, 547—588 (1953).
Möhres, F. P., u. E. Kulzer: Untersuchungen über die Ultraschallorientierung von vier afrikanischen Fledermausfamilien. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Erlangen, S. 59—65, 1955.
— Ein neuer kombinierter Typ der Ultraschallorientierung bei Fledermäusen. Naturwissenschaften **42**, 131—132 (1955).
—, u. Th. zu Oettingen-Spielberg: Versuche über die Nahorientierung und das Heimfindevermögen der Fledermäuse. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Mainz, S. 248 bis 252, 1949.
Novick, A.: Acoustic orientation in the cave swiftlet. Biol. Bull. **117**, 497—503 (1959).
Orr, R. T.: Keeping bats in captivity. J. Mammal. **39**, 339—344 (1948).
Redtel, A.: Der Nasenaufsatz des Rhinolophus hippocrepis. Z. wiss. Zool. **23**, 254—288 (1873).
Schneider, H.: Die Ohrmuskulatur von *Asellia tridens* Geoffr. (Hipposiderinae) und *Myotis myotis* Kaup (Vespertilionidae) (Chiroptera). Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **79** (1961).
Simpson, G. G.: The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. natur. Hist. **85** (1945).
Weber, M.: Die Säugetiere. Jena 1928.

Dr. Hans Schneider und Prof. Dr. F. P. Möhres,
Tübingen, Zoophysiol. Institut der Universität, Hölderlinstr. 12

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 41—59 (1960)

Zoologisches Institut der Universität München

DIE WIDERSTANDSFÄHIGKEIT DER TAUBEN GEGEN INSULIN IM ZUSAMMENHANG MIT DEN α-ZELLEN DER LANGERHANSSCHEN INSELN

Von

A. E. I. Al-Gauhari

Mit 9 Textabbildungen

(Eingegangen am 10. September 1960)

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Einleitung und Problemstellung 41
Historisches S. 41.
II. Verwendete Tiere und Methoden 43
1. Auswahl und Vorbereitung der Tiere 43
2. Technik der Entnahme von Blutproben zur Bestimmung des Blutzuckers 43
3. Die Herstellung der Rohkonzentration von Taubenpankreasextrakt . 43
III. Ergebnisse 44
1. Physiologie 44
a) Der Einfluß von Kalbsinsulin auf den Blutzucker der Kaninchen S. 44. — b) Der Einfluß des Taubenpankreasextrakts auf den Blutzucker der Kaninchen S. 45. — c) Der Einfluß von insulinfreiem Taubenglukagon auf den Blutzucker der Kaninchen S. 46. — d) Normalblutzucker der Tauben und Restreduktion S. 48. — e) Der Einfluß verschiedener Mengen Kalbsinsulin auf den Blutzucker der Tauben S. 48. — f) Der Einfluß des Taubenpankreasextrakts auf den Blutzucker der Tauben S. 49. — g) Die Wirkung von insulinfreiem Taubenglukagon auf den Blutzucker der Tauben S. 50.
2. Die elektrophoretische Trennung des Kalbsinsulins, Taubenpankreasextrakts und Taubenglukagons 50
a) Trennung von reinem Kalbsinsulin S. 51. — b) Trennung von Taubenpankreasextrakt S. 51. — c) Trennung von Taubenglukagon S. 52.
3. Histologische Beobachtungen 53
IV. Diskussion 55
Summary 57
Literatur 58

I. Einleitung und Problemstellung

Historisches

Es ist bekannt, daß der Blutzuckerspiegel bei allen Arten der Säugetiere sehr beständig ist. Auch bei anderen Wirbeltiergruppen (Amphibien, Reptilien und Vögeln) haben viele Untersuchungen einen beständigen Blutzuckerspiegel ergeben, obwohl die Abweichungen innerhalb jeder Art insgesamt größer erscheinen als bei den Säugetierarten

(Beutler 1939). Gerade bei den Säugetieren weiß man, daß der Blutzuckerspiegel der hormonalen Kontrolle durch Insulin, Adrenalin und einigen Hormonen der Schilddrüse und Hypophyse unterliegt (Starling 1941, MacDowell 1950).

Die ersten Arbeiten über Blutzucker bei Vögeln liegen schon sehr weit zurück. Die für Vögel mitgeteilten Normalwerte schwanken zwischen 0,05—0,43%. Dies haben Erlenbach 1938 und v. Buddenbrock 1950 bei Schwänen, Gänsen, Enten, Hühnern, Tauben, Weihen, Wachteln und einer Anzahl kleinerer Vögel festgestellt.

Die Vögel erweisen sich als widerstandsfähig gegen das Insulin. Das ist von allen Autoren beobachtet worden. Eine besondere Widerstandskraft besitzt die Taube (Honeywell 1921; Honeywell und Riddle 1922; Houssay, Sordelli und Mazzocco 1923; Cassidy u. Mitarb. 1925; Markowitz 1925; Zagami 1927; Chen, Anderson und Maze 1945; La Grutta 1951), die erst nach der 6—30fachen für das Kaninchen tödlichen Dosis stirbt und die 4—5fache Kaninchendosis braucht, um den Blutzucker auf 0,05% zu senken.

Wie wir jetzt wissen, liegen die α-Zellen der Langerhansschen Inseln des Pankreas in der Ursprungsgegend des Glukagons, was Ferner, Gaede und Kastrup 1950; Davis 1952; Holt u. Mitarb. 1955 und Piero u. Mitarb. 1957 bewiesen haben. Weitzel, Buddecke und Kraft (1956) finden mit Pankreasextrakten des Huhns und der Ente einen erheblichen höheren Glukagongehalt und etwas schwächeren Insulingehalt als sich bei Pankreasextrakten von Säugetieren erschließen läßt. Dies scheint allgemein dadurch geprüft zu sein, daß Pankreas-Rohextrakt der Vögel eingespritzt in Kaninchen ungewöhnlich starke Glukagon- und unverhältnismäßig schwache Insulineffekte zeigt. Doch haben bei diesem Experiment Kumagai und Ukai 1930, unter Verwendung von Taubenpankreasextrakt reine Insulinwirkung erzielt. Diese Ergebnisse stehen im Widerspruch mit dem auch von den japanischen Autoren anerkannten Überwiegen der α-Zellen im Taubenpankreas, und auch mit meinen Ergebnissen.

Das Pankreas der Taube enthält Langerhanssche Inseln in wechselnder Zahl, und zwar sind sie im ventralen Pankreas klein und spärlich, im dorsalen größer und zahlreicher (Krause 1922). Im Pankreas der Taube ist das der Milz nähere vordere Ende durch eine Anzahl größerer Inseln charakterisiert, die meist am entgegengesetzten Ende der Drüse fehlen (Vincent und Thompson 1908, Miller 1942).

Nach diesen einleitenden Feststellungen will ich das Problem der Widerstandsfähigkeit der Taube gegen Insulin im Zusammenhang mit den α-Zellen der Langerhansschen Inseln betrachten.

Meiner verehrten Lehrerin Frau Prof. Dr. R. Beutler danke ich für die Überlassung des Themas und für die stetige Hilfe, die sie mir bis zu ihrem Tode gewährte.

Für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut der Universität München bin ich Herrn Prof. Dr. K. v. Frisch und Herrn Prof. Dr. H. Autrum herzlich verbunden.

II. Verwendete Tiere und Methoden

Die Versuche wurden mit der Haustaube *Columba Livia domestica* durchgeführt.

1. Auswahl und Vorbereitung der Tiere

Die zur Arbeit benötigten Tiere waren Tauben und Kaninchen. Die Tauben wurden im Laboratorium gekäfigt, bis sie sich an ihre Umgebung gewöhnt hatten. Außerdem nahm ich sie häufig in die Hand, um sie auch an mich zu gewöhnen und so Reaktionen durch Angst zu vermeiden (Honeywell 1921). In den meisten Fällen ließen sich die Vögel ohne Scheu greifen, wenn sie aus dem Käfig genommen wurden. In der Zeit zwischen den Versuchen wurden die Tauben in großen Käfigen gehalten, damit sie frei umherfliegen könnten.

Das Futter bestand aus einer Mischung von Mais, Gerste und einigen anderen Körnern und reichlichen Mengen frischen Wassers. Das Gewicht der Tauben lag zwischen 0,29 und 0,43 kg. Das Blut wurde den Tieren ohne Betäubung entnommen. Die Kaninchen waren Tiere mit einem Gewicht zwischen 2 und 3 kg und großen Ohren. Sie bekamen täglich etwa 100 g Hafer, außerdem Heu und Grünfutter.

Für jeden Versuch wurden 10—12 Kaninchen gebraucht und es war zunächst wichtig festzustellen, wie die verschiedenen Kaninchen auf das Insulin reagieren, ob eines der Tiere Verkrampfungen zeigt oder ob sich alle normal verhalten. Unsere Tiere verhielten sich alle normal.

2. Technik der Entnahme von Blutproben zur Bestimmung des Blutzuckers

Den Tauben wurde das Blut durch Anstechen der Axillarvene entnommen. Dazu wurden die Daunenfedern von der Vene entfernt, die nackte Stelle mit verdünntem Alkohol gesäubert, mit Augenwatte nachgerieben und mit einer Präpariernadel eingestochen. Das Blut konnte direkt in einer natürlichen, durch die beiden Flügelknochen gebildeten Tasche aufgefangen werden und wurde daraus mit der Mikropipette für die Zuckerbestimmung entnommen (Opdyke 1942). Da das Blut langsam gerinnt, braucht kein Antigerinnungsstoff verwendet werden, wenn der 1. Einstich sorgfältig vorgenommen wird, so daß er die Vene trifft.

Den Kaninchen wurde das Blut entnommen, wie es Burn, Finney und Goodwin 1950 durchgeführt haben. Das Tauben- oder Kaninchenblut wurde mit 0,1 cm^3-Mikropipette aufgenommen, gewöhnlich 3—4 Proben auf einmal. Die Methode von Hagedorn und Jensen aus dem Jahre 1922 wurde sowohl bei Tauben als auch bei Kaninchen verwendet.

3. Die Herstellung der Rohkonzentration von Taubenpankreasextrakt

Die Methode von Jephcott (1931), die mir der Direktor der Firma „Hormonchemie" in Freimann empfahl, wurde vorgezogen, denn sie versprach mit einer kleinen Pankreasmenge gute Ergebnisse und konnte mit den bereits vorhandenen 60 Tauben durchgeführt werden. Sie wurde zunächst zur Herstellung von Kalbsinsulin ausprobiert. Aus 30 g Kalbspankreas, das ich freundlicherweise von der vorgenannten Firma bekam, wurde Insulin hergestellt, dessen Wirkungsweise bei

gleichen Bedingungen mit dem von der Firma erzeugten Insulin verglichen wurde. Seine Wirkung war etwas schwächer als die aus der Ampulle der Firma, im ganzen bewährte sich jedoch die Herstellung aus kleinen Mengen nach Jephcott, die ich bei meinen Tauben verwenden wollte. Ich habe sie mit Hilfe der genannten Firma weiterentwickelt, so daß mit wenig Pankreas genug Insulin gewonnen wurde.

1. Von den 60 Tauben wurden 50—60 g Pankreas gewonnen. Gleich nach dem Tode wurden zu je 25 g Pankreas 75 cm^3 abs. Alkohol hinzugefügt, dem 1,5 cm^3 konz. Salzsäure beigemengt waren.

2. Die obige Mischung wurde in einer Reibschale mit weißem, gewaschenem und getrocknetem Sand 1 Std lang alle 10 min gerieben. Damit sich möglichst wenig Alkohol verflüchtigte, wurde die Schale mit einer Glasplatte bedeckt.

3. Anschließend wurde der Extrakt 10 min lang zentrifugiert.

4. Die Flüssigkeit wurde abgegossen und aufbewahrt und der Niederschlag mit 75 cm^3 abs. Alkohol, 25 cm^3 Wasser und 1,5 cm^3 konz. Salzsäure versetzt. Nun wurde der Niederschlag ebenfalls 1 Std lang alle 10 min mit Sand gerieben und anschließend 10 min zentrifugiert.

5. Der Abguß von der 2. Zentrifuge wurde zum 1. Abguß hinzugegeben. Der p_H war nahezu 2.

6. 25%iger Ammoniak wurde hinzugefügt bis p_H 8 erreicht wurde. Hierbei fiel ein Niederschlag aus. Er wurde abgetrennt, nachdem das Ganze 10 min lang zentrifugiert worden war.

7. Die dekantierte Lösung wurde nun bis zum p_H 3 mit 2n Salzsäure versetzt (9 cm^3 konz. HCl in 50 cm^3 Wasser).

8. Die Lösung wurde in einem Rundkolben eingedampft und gleichzeitig mit der Wasserstrahlpumpe abgesaugt. Dabei wurde solange Alkohol entzogen, bis $^1/_5$ des Ausgangsvolumens erreicht war. Das neue Volumen wurde mit destilliertem Wasser verdoppelt und das Ganze daraufhin wiederum um die Hälfte vermindert. Damit war die Lösung vollkommen alkoholfrei.

9. Inzwischen hatten sich Fetttröpfchen am Rande des Kolbens angesammelt. Darauf wurde Äther zugegeben und zentrifugiert.

10. In den Zentrifugenröhrchen konnten 3 Schichten unterschieden werden. Die 1. braune bestand aus Fett und Äther, die 2. aus Protein, bildete einen Ring, und die 3. Schicht, die mit einer Pipette abgesaugt wurde, war flüssiger Extrakt.

11. Der Extrakt wurde ausgesalzen und dann zentrifugiert. Am oberen Ende des Zentrifugenröhrchens bildete sich ein Ring aus Salz und Insulin. Die restliche Lösung wurde als Glukagon bestimmt.

12. Das ausgesalzene Insulin wurde nun in destilliertem Wasser gelöst. Dabei trat eine Trübung auf, die durch Filtrieren mit Spezialfiltrierpapier „Seitz Kreuznach KO 5" beseitigt wurde. Um es länger frisch zu halten, wurden 0,3% Phenol hinzugegeben und das Ganze im Kühlschrank bei —4° C aufbewahrt.

13. Das Glukagon wurde unter den gleichen Bedingungen aufbewahrt.

III. Ergebnisse

1. Physiologie

a) Der Einfluß von Kalbsinsulin auf den Blutzucker der Kaninchen. Bei den verschiedenen Säugerformen war die Wirkung von Insulin sehr verschieden: Einige bekamen selbst bei großen Dosen nur eine leichte Hypoglykämie ohne Krampferscheinungen, oder es traten andere Symptome auf, andere dagegen zeigten schon nach kleinen Insulinmengen

einen wesentlich herabgesetzten Blutzuckergehalt, und die tödliche Dosis war ebenfalls gering.

Nur große Dosen rufen bei Vögeln und Reptilien Hypoglykämie hervor, die in besonderen Fällen von Krämpfen begleitet sein kann (Beutler 1939).

In Abb. 1 sind die Ergebnisse der Insulinwirkung auf den Blutzuckerspiegel der Kaninchen dargestellt. Sie sind Durchschnittswerte aus

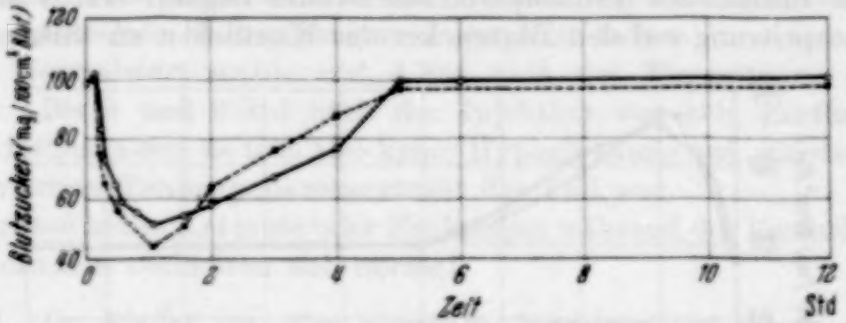


Abb. 1. Der Einfluß von Kalbsinsulin auf den Blutzucker der Kaninchen. ○—○ subkutane, ●···● intravenöse Injektion

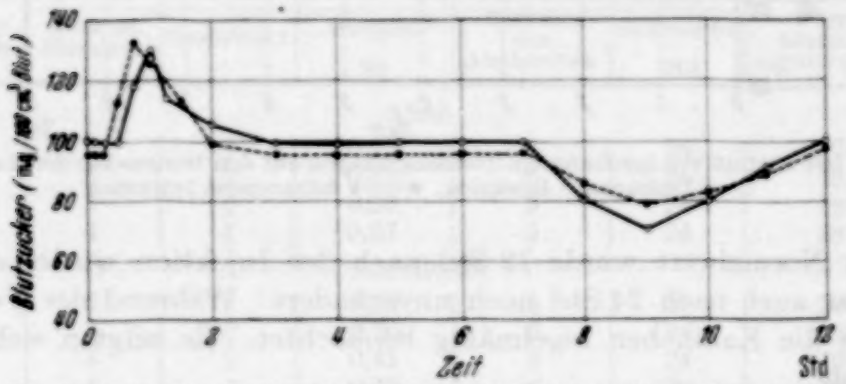


Abb. 2. Der Einfluß von Taubenpankreasextrakt auf den Blutzucker der Kaninchen. ○—○ subkutane Injektion, ●···● intravenöse Injektion

45 Blutzuckerbestimmungen, von 10 Kaninchen die jeweils für die einzelnen Zeitabschnitte nach der Injektion ermittelt wurden.

Obwohl die Ampulle Insulin, die ich von der Firma Hormon-Chemie bekam, als glukagonfrei bezeichnet wurde, beobachtete ich in den ersten 5 min nach der Einspritzung ein Ansteigen des Blutzuckergehalts, was Glukagonspuren verriet, die dem reinen Insulin beigemengt waren.

Das Verhalten der Tiere war normal. Es wurden nie Gleichgewichtsstörungen noch Krämpfe oder ähnliche Anzeichen festgestellt.

b) Der Einfluß des Taubenpankreasextrakts auf den Blutzucker der Kaninchen. Der nach der Methode von Jephcott 1931 hergestellte Taubenpankreasextrakt wurde subkutan und intravenös 24 Std hungernden Kaninchen eingespritzt. Die eingespritzte Menge betrug 1 cm^3 Pankreasextrakt pro Kilogramm Körpergewicht (Abb. 2).

Aus 30 analysierten Proben ergab sich unmittelbar nach der Injektion ein durchschnittlicher Normalwert von 100,2 mg Zucker pro 100 cm³ Blut. Nach ³/₄ Std stieg der Blutzucker (Hyperglykämie) auf 118,3 mg Zucker pro 100 cm³ Blut. Der Blutzuckerspiegel nahm nach 3 Std wieder den Normalwert an und blieb für weitere 4 Std unverändert. Die Blutzuckersteigerung beruht auf dem Glukagon, das auch als hyperglykämisch-glykogenolytischer Faktor bezeichnet wird.

Das Insulin des Taubenpankreasextrakts begann erst 8 Std nach der Einspritzung auf den Blutzucker der Kaninchen zu wirken.

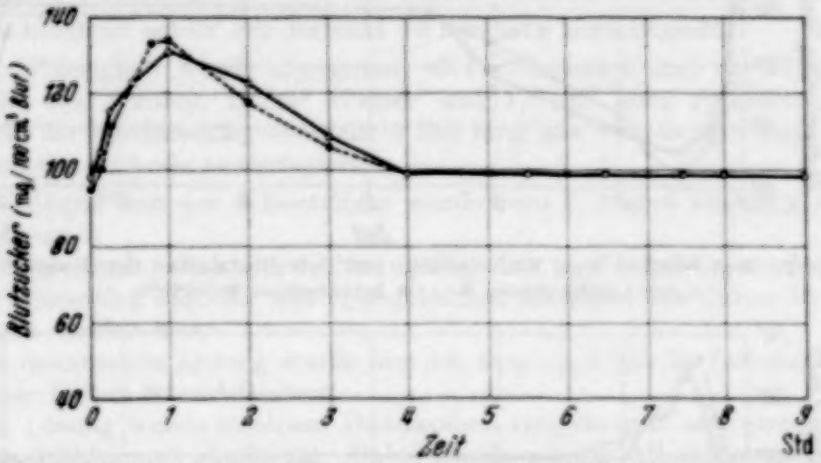


Abb. 3. Der Einfluß von insulinfreiem Taubenglukagon auf den Blutzucker der Kaninchen. ○—○ subkutane Injektion, ●···● intravenöse Injektion

Der Normalwert wurde 12 Std nach der Injektion wieder erreicht und war auch nach 24 Std noch unverändert. Während der Versuche wurden die Kaninchen regelmäßig beobachtet. Es zeigten sich keine Krämpfe.

Aus diesen Beobachtungen läßt sich der Schluß ziehen, daß Taubenpankreasextrakt einen erheblich höheren Glukagongehalt und einen etwas geringeren Insulingehalt besitzt als der Extrakt aus Säugerpankreas. Dies Ergebnis bestätigt die Beobachtungen von Weitzel u. Mitarb. (1956).

Anmerkung. Die Senkung des Blutzuckers 8 Std nach der Injektion ist nicht auf Hunger zurückzuführen, denn auch bei 48 Std hungernden Kaninchen, die sonst unbeeinflußt waren, blieb der Blutzuckerspiegel normal.

Auch das Material, das zur Herstellung des Taubenpankreasextrakts benutzt wurde, wie Alkohol, Phenol und Aqua dest., hatte nach Einspritzungen auf den Blutzucker der Kaninchen keinen Einfluß. Die Senkung erfolgte also durch das Insulin.

c) Der Einfluß von insulinfreiem Taubenglukagon auf den Blutzucker der Kaninchen. Die Inaktivierung des Taubeninsulins wurde mit 1/200n-Sodalösung durchgeführt. Die Trommersche Probe und der Fehlingsche Test auf Zucker fielen negativ aus, d.h. Glukagon ist kein Glukoproteid,

wie Mohnike und Boser 1953 festgestellt haben. Die intravenös oder subkutan eingespritzte Menge betrug 1 cm³/kg Körpergewicht des Kaninchens. Die Tiere waren vor den Versuchen 24 Std lang nüchtern. Die Ergebnisse zeigt Abb. 3. Fünf Minuten nach der Einspritzung begann der Anstieg des Blutzuckers. Nach 1 Std wurde der höchste Blutzuckergehalt erreicht, der 33 mg über dem Normalwert lag. Diese Zunahme stimmte mit der von Bürger und Brandt 1935, Staub und seinen Mitarbeitern 1955 und Schmitz 1958 beobachteten Zunahme überein, die den Kaninchen Kalbsglukagon eingespritzt hatten.

Der Normalwert wurde erst 4 Std nach der Einspritzung wieder erreicht. Bis 8 und 9 Std nach der Injektion war kein Einfluß von Insulin festzustellen, es trat also keine Hypoglykämie auf, wie das nach eingespritztem Taubenpankreasextrakt der Fall war.

Es traten keine Krämpfe oder Zuckungen während der Versuche auf. Die Kaninchen verhielten sich normal.

Tabelle 1. *Der Einfluß von Alter, Geschlecht, Temperatur und Hunger auf den Blutzucker der Tauben*

Nummer des Tieres	Alter in Monaten	Geschlecht	Gewicht kg	Nummer der Analproben	Gehungert Std	Normalblutzucker mg/100 cm³ Blut
			Alter			
1	2	♂	0,23	6	24	178
1	3	♂	0,32	6	24	181
2	3	♂	0,29	5	24	189
2	4	♂	0,37	5	24	187
			Geschlecht			
1	3	♀	0,33	5	24	200
2	3	♂	0,30	5	24	196
1	4	♀	0,41	5	24	192
2	4	♂	0,40	5	24	194

Nummer des Tieres	Alter in Monaten	Geschlecht	Temperatur	Gewicht kg	Versuchsnummer	Normalblutzucker mg/100 cm³ Blut
			Temperatur			
1	3	♀	5	0,33	5	187
1	5	♀	15	0,48	5	184
2	3	♂	2	0,29	5	179
2	4	♂	23	0,37	5	182

Nummer des Tieres	Alter in Monaten	Geschlecht	Gewicht kg	Versuchsnummer	Gehungert Std	Normalblutzucker mg/100 cm³ Blut	
						vor dem Hunger	nach dem Hunger
			Hunger				
1	4	♂	0,41	5	10	201	200
2	3	♂	0,33	5	12	177	179
3	3	♂	0,32	5	24	195	196
4	3	♂	0,28	5	48	180	182

d) Normalblutzucker der Tauben und Restreduktion. Alter, Geschlecht, Temperatur und Hunger haben keinen Einfluß auf den Blutzucker der Tauben (s. Tabelle 1, S. 47), der zwischen 172 und 209 mg pro 100 cm³ Blut schwankt, was auch Erlenbach 1938 feststellte. Seine Werte für die Haustaube *(Columba domestica)* lagen zwischen 184 und 224 mg pro 100 cm³ Blut.

Die Restreduktion bei 3 Tauben (s. Tabelle 2, S. 48) wurde nach der Methode von Koch und Hanke 1948 gemessen.

Es ergab sich, daß von den reduzierenden Stoffen 35—55 mg-% (durchschnittlich 45 mg-%) Nichtzuckeranteile sind, das sind etwa 33%. Das Ergebnis stimmt mit Erlenbach (1938) überein.

Tabelle 2. *Normalblutzucker und Restreduktion von Tauben, die 24 Std vor dem Versuch gehungert haben*

Nummer des Tieres	Gewicht kg	Geschlecht	Alter in Monaten	Versuchsnummer	mg/100 cm³ Blut		
					Gesamt-Blutzucker	Restreduktion	Vergärbare Zuckermenge
1	0,29	♀	3	5	190	40	150
2	0,35	♀	4	5	183	40	143
3	0,41	♀	4	5	201	45	156
4	0,33	♀	3	5	199	55	144
5	0,32	♀	3	5	178	45	133
Durchschnittswerte:				25	190,2	45	145,2

e) Der Einfluß verschiedener Mengen Kalbsinsulin auf den Blutzucker der Tauben. 60, 80, 120 und 280 Einheiten Kalbsinsulin eingespritzt. Die Einspritzung erfolgte unter die Haut des Oberschenkels. Abb. 4 zeigt die Ergebnisse der Einspritzungen.

60 Insulineinheiten hatten noch keinen Einfluß auf den Blutzucker der Tauben während 80 E schon eine Absenkung um 19% innerhalb 1 Std bewirkten.

Bei 120 E war die Absenkung nach 1 Std kaum größer, nämlich 21%; auch sank der Blutzuckerspiegel absolut kaum tiefer als bei der Einwirkung von 80 E, nämlich auf 150,3 mg pro 100 cm³ Blut, während er vorher auf 147,5 mg-% gesunken war. Auch der Unterschied beim Wiederanstieg des Blutzuckers war nicht groß. Trotzdem gingen die mit 120 E gespritzten Tiere nach 24 Std ein. Bei den mit 280 E gespritzten Tieren fiel der Blutzucker in 1 Std um 27%. Hier war die Insulinwirkung sehr stark, so daß das Sinken des Blutzuckerspiegels 5 Std anhielt und infolge Erschöpfung der Tiere nicht mehr verfolgt werden konnte. Die Dosis von 280 Insulineinheiten ist aufs Körpergewicht umgerechnet 1680mal so stark wie die, die den Kaninchen gegeben wurde, wenn das Gewicht einer Taube mit 350 g angenommen

wird. Die Kaninchen hatten $^1/_2$ Insulineinheit pro kg Körpergewicht bekommen. Das Ergebnis bestätigt die Widerstandskraft der Tauben gegen Insulin (Honeywell 1921, Riddle 1922, Sordelle u. Mitarb. 1923, Zagami 1927, Chen, Anderson und Maze 1945, und Sturkie 1954).

Vor dem Tod der Tiere traten Krämpfe auf.

f) Der Einfluß des Taubenpankreasextrakts auf den Blutzucker der Tauben. Es wurden 5 Tauben, die vor Versuchsbeginn 24 Std lang nüchtern gewesen waren, mit einem Körpergewicht zwischen 0,29 und 0,41 kg verwendet. Pro Kilogramm Körpergewicht wurde 1 cm³ Taubenpankreasextrakt unter die Haut des Oberschenkels gespritzt.

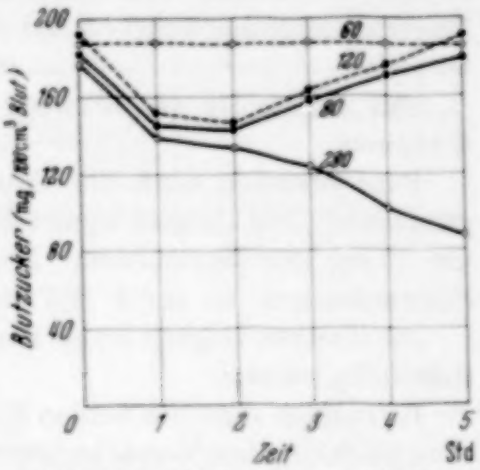


Abb. 4. Der Einfluß von verschiedenen Mengen Kalbsinsulin auf den Blutzucker der Tauben. ○···○ 60 E, ●···● 120 E, ●—● 80 E, ○—○ 280 E

Abb. 4 zeigt die Ergebnisse dieser Versuche.

Fünf Minuten nach der Einspritzung begann der Blutzuckergehalt zu steigen, und 1 Std nach der Einspritzung erreichte der Blutzuckergehalt seinen Höchstwert, der 36 mg über dem Normalwert lag. Er wurde auch 1 Std später noch gemessen.

Sechs Stunden nach der Einspritzung wurde der Normalwert wieder erreicht, der sich in den folgenden 5 Std nicht mehr änderte.

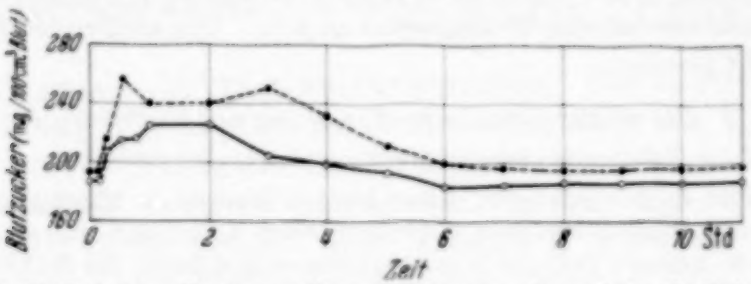


Abb. 5. Der Einfluß von Taubenpankreasextrakt (○—○) und insulinfreiem Taubenglukagon (●···●) auf den Blutzucker der Tauben

Die Tauben zeigten keine Zuckungen oder Krämpfe, sondern verhielten sich alle normal und waren freßlustig.

Der Taubenpankreasextrakt enthält nur sehr geringe Mengen Insulin, die nicht ausreichen, um 8 Std nach der Injektion eine Hypoglykämie bei Tauben hervorzurufen, wie das bei Kaninchen der Fall ist.

Anmerkung. Andere Mittel, wie Alkohol, Aqua dest. und Phenol, die bei der Herstellung des Taubenpankreasextrakts verwendet wurden, hatten keinen Einfluß auf den Blutzuckergehalt. So blieb eine Mischung der 3 Stoffe, die im gleichen

Mengenverhältnis wie bei der Herstellung des Extrakts eingespritzt wurden, bei sonst gleichen Versuchsbedingungen ohne Wirkung.

Auch 24- und 48stündiges Hungern änderte den Blutzuckerspiegel nicht.

g) Die Wirkung von insulinfreiem Taubenglukagon auf den Blutzucker der Tauben. Um das Insulin wirkungslos zu machen, wurde der Taubenpankreasextrakt $^1/_2$ Std lang mit einer n/200-Sodalösung behandelt.

Aus Abb. 5 ist die Wirkung des Extrakts auf den Blutzucker zu erkennen.

Fünf Minuten nach der Einspritzung stieg der Zuckerspiegel und erreichte $^1/_2$ Std danach seinen höchsten Wert. Dieser Wert übersteigt um 73 mg den Normalwert. Der Zuckerspiegel hielt sich mit kleinen Schwankungen bis zur 4. Std und war nach 7 Std wieder normal.

Die Tauben zeigten keine Krampferscheinungen, sondern verhielten sich völlig normal.

Betrachtet man die beiden Kurven der Abb. 5, die den Verlauf der eben beschriebenen Versuche deutlich machen sollen, so fällt folgendes auf:

Kurve 1 zeigt bei dem geringen Insulinanteil ebensowenig Hypoglykämie, wie Kurve 2 bei der die Insulinwirkung ausgeschaltet ist (Versuch 7). Im Blutzuckeranstieg zeigen beide Kurven jedoch starke Unterschiede. So steigt die Kurve 1, also die mit aktivem Insulin, in der doppelten Zeit nur halb so hoch an wie Kurve 2 und kehrt auch 1 Std früher wieder zum Normalwert zurück.

Aus dem Verlauf der beiden Kurven können wir vermuten, daß das Insulin, auch wenn kein hypoglykämischer Effekt entsteht, zur Wirkung kommt. Denn in Kurve 1 scheint die Glukagonwirkung durch das vorhandene aktive Insulin herabgesetzt zu sein. Das müßte jedoch genauer untersucht werden.

2. Die elektrophoretische Trennung des Kalbsinsulins, Taubenpankreasextrakts und Taubenglukagons

Insulin ist ein Eiweißkörper, dessen kleinste Einheit ein Molekulargewicht von 6000 hat und Disulphidbrücken aufweist. Durch Oxydation mittels Perameisensäure konnte Sanger 1949 die Disulphidbrücken und damit das Molekül sprengen. Durch eine Fällungsfraktionierung gelang eine präparative Trennung der so erhaltenen Lösung in eine saure Fraktion A und eine basische Fraktion B (Sanger und Tuppy 1951, Sanger und Thompson 1953).

Eine Trennung der Fraktion A und B gelingt überraschend leicht und vollkommen quantitativ durch kontinuierliche Elektrophorese nach Grassmann u. Mitarb. 1956 in n-Ameisensäure. Die elektrophoretische Trennung des Rohkalbinsulinextrakts in die 2 Komponenten, das Insulin und das Glukagon, gelang durch Sutherland und Cori 1949, Steigerwald und Schütte 1953 und Bromer u. Mitarb. 1957.

Glukagon, das 2. Kohlenhydratstoffwechselhormon der Bauchspeicheldrüse, besteht aus 29 Aminsäuren mit einem Molekulargewicht von 3482 (Bromer u. Mitarb. 1957). Sie haben mittels Trypsin 2 Fraktionen des Glukagons hergestellt.

Mohnike und Boser versicherten 1953, daß der blutzuckersteigernde Faktor ein Glukoproteid ist, dessen isoelektrischer Punkt bei 4,6 liegt. Bei der Elektro-

phorese (pH 8,6) verhält er sich in seiner Wanderungsgeschwindigkeit etwa wie α_2- bis γ-Globuline. Er zeigt 3 sehr nahe zusammenliegende Bande und enthält 9,5% Hexose, vom Mannose-, Galaktose- und Hexosamintypus.

Das von STAUB u. Mitarb. 1955 dargestellte Glukagon enthält dagegen keine Kohlenhydrate.

Für die elektrophoretische Trennung des Kalbinsulins, Taubenpankreasextrakts und Taubenglukagons ist die Methode von GRASSMANN und HANNIG 1952 durchgeführt worden, in die die SH-Gruppen aufgespaltet sind.

a) Trennung von reinem Kalbsinsulin. Beim Auswerten des Streifens entstand die in Abb. 6 dargestellte Kurve. Für die einzelnen Fraktionen ergaben sich beim Ausplanimetrieren folgende Werte:

Fraktion	Flächenwert	Relativer Prozentgehalt
A	0,19	33,84
B	0,34	64,16

Wie aus der Kurve und Abb. 6 ersichtlich ist, liegt die stärkste Fraktion weit von der Auftragsstelle entfernt.

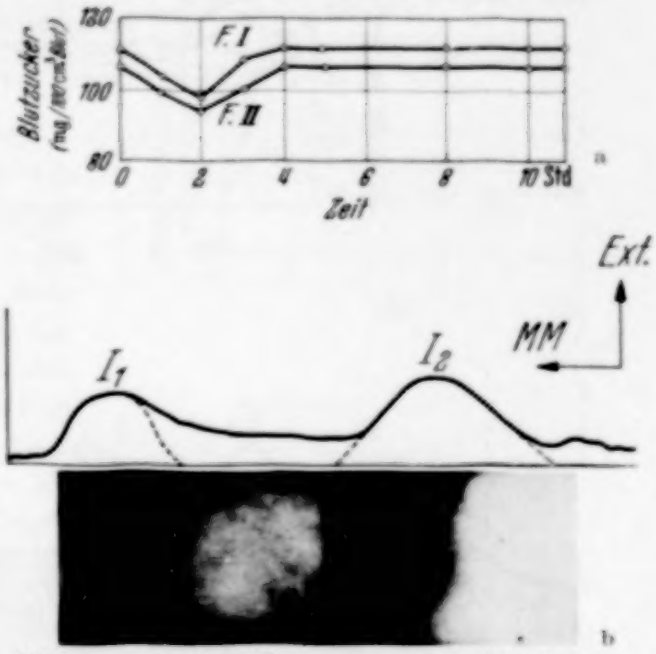


Abb. 6. a Der Einfluß von elektrophoretischen Fraktionen aus glukagonfreiem Kalbsinsulin auf den Blutzucker der Kaninchen (subkutan). b Elektrophoretische Auftrennung von reinem Kalbsinsulin. I_1 Insulin$_1$, I_2 Insulin$_2$, *MM* Millimeter, *Ext.* Extinktion. Weitere Einzelheiten s. Text

b) Trennung von Taubenpankreasextrakt. Die elektrophoretische Trennung des Taubenpankreasextrakts wird nach der Methode von GRASSMANN (1952) vorgenommen. Die gesammelte eluierte Lösung wird den Kaninchen subkutan eingespritzt. In der Abb. 7 sieht man 5 Fraktionen hintereinander. Zwei Fraktionen riefen eine Blutzuckersenkung und 3 eine Blutzuckersteigerung hervor.

Die ersten 3 Fraktionen gehören zum Glukagon und die beiden anderen zum Insulin.

Beim Auswerten des Streifens entstand die in Abb. 7 dargestellte Kurve. Für die einzelnen Fraktionen ergaben sich beim Ausplanimetrieren folgende Werte:

Fraktion	Flächenwerte	Relativer Prozentgehalt	Fraktion	Flächenwerte	Relativer Prozentgehalt
1	0,15	18,75	4	0,11	13,75
2	0,24	30,00	5	0,13	16,25
3	0,17	21,25			

Wie aus der Kurve und obigen Werten ersichtlich, betrug das Verhältnis von Glukagon zu Insulin 7:3. Steigerwald und Schütte 1953 haben das Rohkalbsinsulin nur in 4 Fraktionen getrennt. Die beiden langsamen Fraktionen lieferten Glukagon und die beiden schnelleren Insulin.

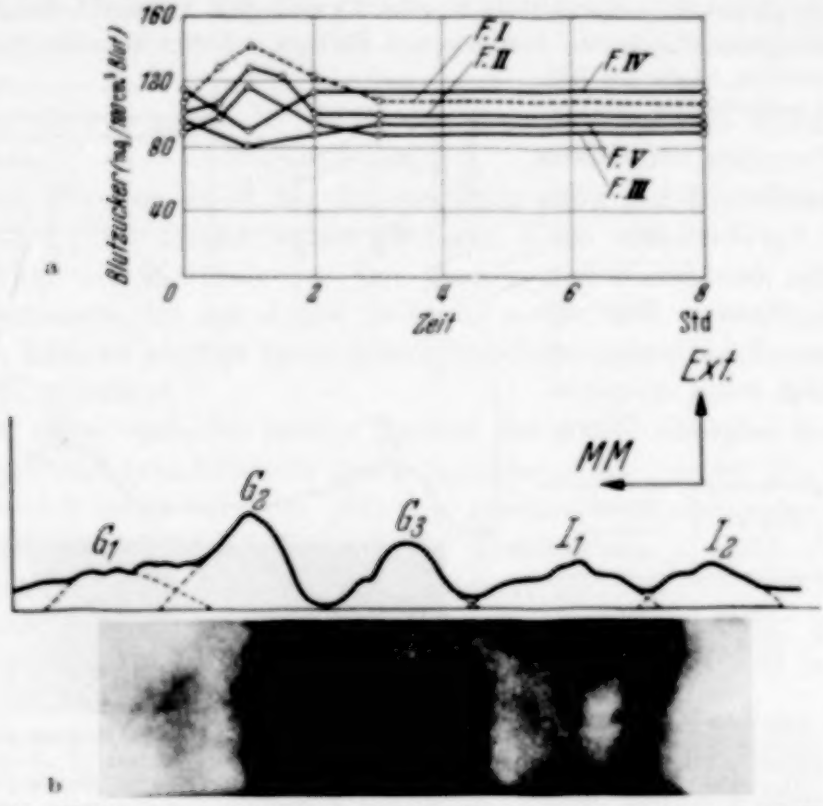


Abb. 7. a Der Einfluß von elektrophoretischen Fraktionen von Taubenpankreasextrakt auf den Blutzucker der Kaninchen (subkutan). b Elektrophoretische Auftrennung von Taubenpankreasextrakt. G_1 Glukagon$_1$, G_2 Glukagon$_2$, G_3 Glukagon$_3$, I_1 Insulin$_1$, I_2 Insulin$_2$. Einzelheiten s. Text

c) Trennung von Taubenglukagon. Zunächst wurde das Insulin inaktiviert. Dann folgte die Elektrophorese, die, wie beim Kalbsinsulin und Taubenpankreasextrakt, durchgeführt wird. Die ungefärbte Hälfte der Streifen lieferte wieder die Lösung, die den Kaninchen subkutan eingespritzt wurde. Die Blutzuckerveränderungen zeigt Abb. 8.

Die gefärbte Hälfte der Elektrophoresestreifen machte 3 Fraktionen sichtbar.

Beim Auswerten ergab sich die in Abb. 8 dargestellte Kurve. Daraus leiteten sich für die einzelnen Fraktionen beim Ausplanimetrieren folgende Werte ab:

Fraktion	Flächenwerte	Relativer Prozentgehalt
1	0,22	41,77
2	0,12	15,23
3	0,34	43,00

Wie aus der Kurve und Abb. 8 ersichtlich ist, liegt die schwächste Fraktion in der Mitte.

Mohnike und Boser erhielten 1953 vom HGF (Glukoproteid) ebenfalls 3 Fraktionen beim Kalb und Rind, jedoch stellen sie Zucker fest, während meine Proben auf Zucker beim Taubenglukagon negativ ausfielen. Unser Glukagon ist also kein Glukoproteid.

3. Histologische Beobachtungen

Die meisten, wenn nicht alle der verwendeten Färbemethoden zur Unterscheidung der Zelltypen in den Langerhansschen Inseln sind mehr oder weniger unbestimmt und unzuverlässig. Die Färbung mit dem neutralen Gentianaviolett-Orange nach Bensley (1907) liefert beim Meerschweinchen sehr schöne Ergebnisse, bei anderen Tierarten ist sie jedoch sehr wenig zuverlässig. Die Mallory-Heidenhain-Azan-Methode kann fast bei allen Tierarten angewandt werden, macht jedoch nur die Granula der α-Zellen deutlich kenntlich. Auch die Hämatoxylin-Eosinfärbung zeigt bei gut fixierten Geweben einen deutlichen Unterschied zwischen α- und B-Zellen (Gomori 1939).

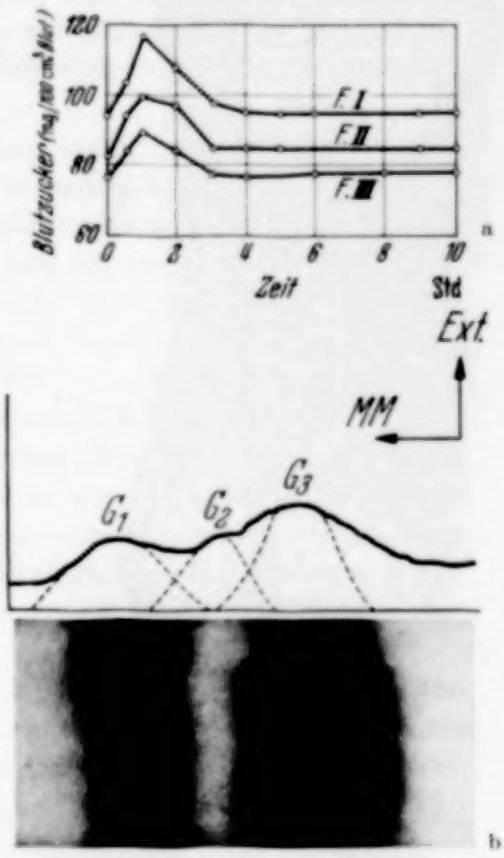


Abb. 8. a Der Einfluß von elektrophoretischen Fraktionen von insulinfreiem Glukagon des Taubenpankreasextraktes auf den Blutzucker der Kaninchen (subkutan). b Elektrophoretische Auftrennung von Taubenglukagon. G_1 Glukagon$_1$, G_2 Glukagon$_2$, G_3 Glukagon$_3$. Einzelheiten s. Text

Zunächst hatte ich es mit Gentianaviolett-Orange und Hämatoxylin-Eosin versucht, bekam jedoch beide Male negative Ergebnisse. Daraufhin wandte ich die Methode von Gomori aus dem Jahre 1939 zur Färbung der Schnitte an wie folgt:

Nachdem die Schnitte durch die absteigende Alkoholreihe geführt worden waren, wurden sie 15 min lang in gereiftem Chromhämatoxylin gefärbt. Anschließend wurde mit Wasser gespült und in Alkohol überführt, der 1% konz. HCl enthielt. Nach nochmaligem Spülen wurden die Schnitte mit Phloxin und nicht mit Ponceau de xylidine nach Gomori 1 min lang gegengefärbt. Daraufhin wurden sie wiederum gespült und kurz mit einer 5%igen Phosphorwolframsäure-Lösung behandelt. Die Schnitte wurden nun mit verschieden starkem Alkohol

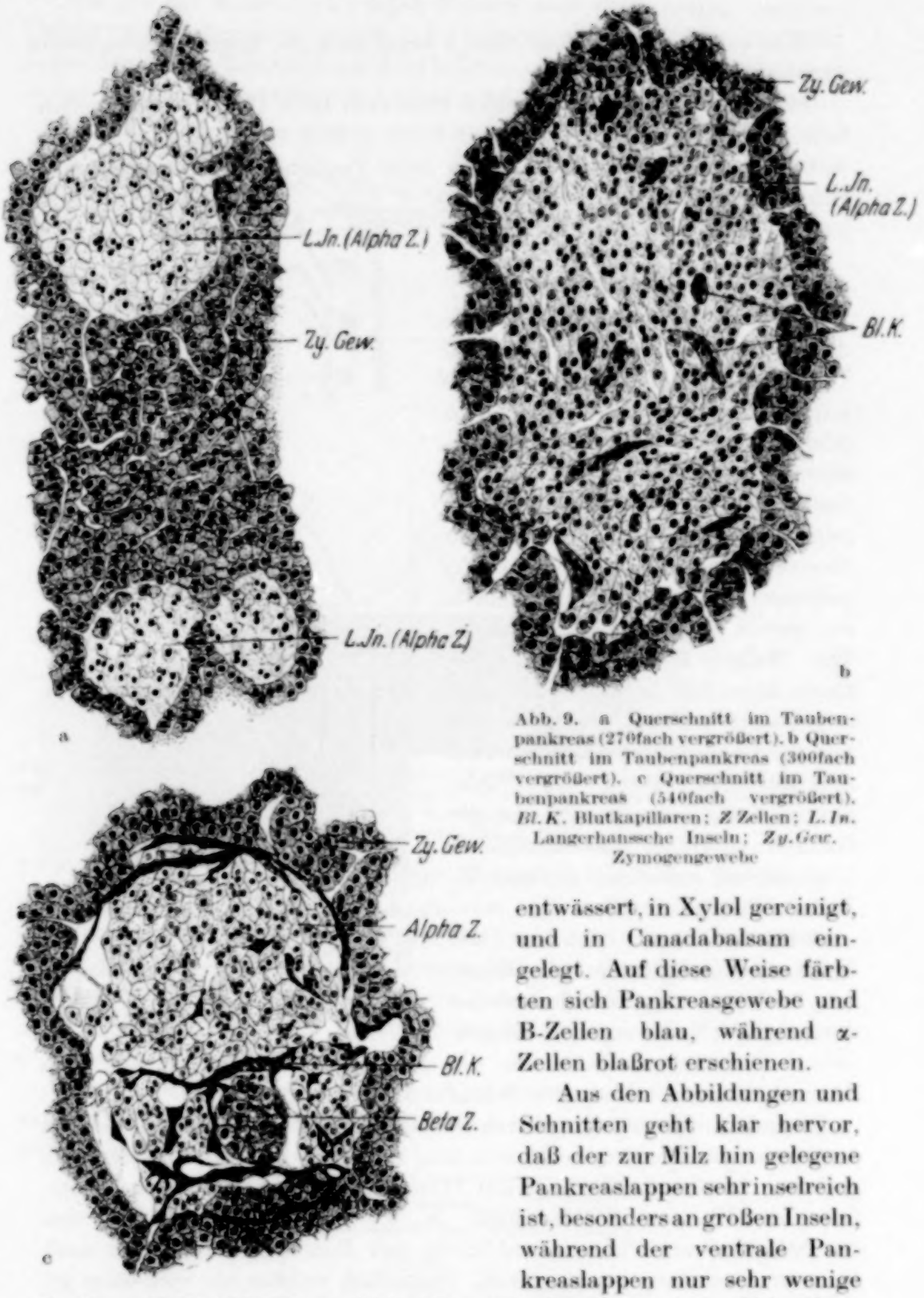


Abb. 9. a Querschnitt im Taubenpankreas (270fach vergrößert). b Querschnitt im Taubenpankreas (300fach vergrößert). c Querschnitt im Taubenpankreas (540fach vergrößert). *Bl.K.* Blutkapillaren; *Z* Zellen; *L.In.* Langerhanssche Inseln; *Zy.Gew.* Zymogengewebe

entwässert, in Xylol gereinigt, und in Canadabalsam eingelegt. Auf diese Weise färbten sich Pankreasgewebe und B-Zellen blau, während α-Zellen blaßrot erschienen.

Aus den Abbildungen und Schnitten geht klar hervor, daß der zur Milz hin gelegene Pankreaslappen sehr inselreich ist, besonders an großen Inseln, während der ventrale Pankreaslappen nur sehr wenige Inseln enthält (Abb. 9a und b). Die große Insel, wie sie in Abb. 9b zu sehen ist, besteht nur aus α-Zellen. Sie fand sich im zur Milz hin ge-

legenen Pankreaslappen. Die B-Zellen konnten nur in sehr geringer Zahl festgestellt werden. Sie wurden von α-Zellen umgeben in den Inseln des zur Milz hin gelegenen Pankreaslappens gesehen (Abb. 9c).

Die Inselzahl der 100 Schnitte, die durch den sich zur Milz hin erstreckenden Pankreaslappen gelegt wurden, beträgt ungefähr 1000. Der ventrale Lappen enthält etwa 150 Inseln in ebenfalls 100 Schnitten.

Kumagai und Ukai zählten 1930 in zur Milz hin gelegenen Lappen im ganzen etwa 2220 Inseln pro 1000 mm^2 und in den anderen Lappen 760 pro 1000 mm^2.

Sie machten die gleiche Beobachtung wie ich, daß in allen Teilen der Inseln im Gegensatz zu anderen Tieren die Zahl der α-Zellen weit größer ist als die der B-Zellen. Die α-Zellen setzen also den größeren Teil der Inseln zusammen. Es kommt sehr oft vor, daß die ganze Insel nur aus α-Zellen aufgebaut ist.

IV. Diskussion

Der erste Versuch, bei dem den Kaninchen Kalbsinsulin eingespritzt wurde, zeigte, daß die Ampullen der Firma „Hormonchemie" aus Freimann Glukagon enthielten, obwohl diese als glukagonfrei bezeichnet waren. Die Wirkung des Taubenpankreasextrakts auf Kaninchen setzt sich aus Glukagon und Insulinwirkung zusammen: In den ersten 3 Std überwiegt die Glukagonwirkung, zwischen der 8. und 12. Std die Insulinwirkung.

Kumagai und Ukai machten 1930 bei den gleichen Versuchen von Taubenpankreasextrakt bei Kaninchen gegenteilige Beobachtungen. Sie stellten innerhalb von 5 Std überhaupt keine Blutzuckererhöhung fest, sondern immer eine Abnahme um 14 mg nach 1 Std, und nach 5 Std war der Blutzucker bereits wieder normal.

Diese Ergebnisse stehen im Widerspruch mit dem auch von den japanischen Autoren anerkannten Überwiegen der α-Zellen im Taubenpankreas.

Denn wie wir jetzt wissen, liegen die α-Zellen in der Ursprungsgegend des Glukagons, was Ferner, Gaede und Kastrup 1950; Davis 1952; Holt u. Mitarb. 1955 und Piero u. Mitarb. 1957 bewiesen haben. Durch die Versuche von Weitzel, Buddecke und Kraft aus dem Jahre 1956 mit Pankreasextrakt von Enten und Hühnern wird mein Ergebnis gestützt. Sie finden mit Pankreasextrakten des Huhns und der Ente einen erheblich höheren Glukagongehalt und etwas schwächeren Insulingehalt als bei Pankreasextrakten von Säugetieren schließen läßt.

Der 3. Versuch war ein reiner Glukagonversuch. Dazu wurde das Insulin des Taubenpankreasextrakts unwirksam gemacht. Das Glukagon kam deshalb sofort zur Wirkung, während beim vorigen Versuch mit Taubenpankreasextrakt das Glukagon erst nach $^1/_2$ Std zu wirken begann. Das beruht wahrscheinlich auf der Blockierung des Glukagons

durch das beigemengte Taubeninsulin und das körpereigene Insulin des Kaninchens. Der Blutzucker erreichte 1 Std nach Versuchsbeginn seinen Höchstwert und war nach 4 Std wieder normal. Nach 8 und 9 Std war kein Einfluß mehr zu bemerken, ein Beweis, daß das Insulin völlig ausgeschaltet war.

Der Normalblutzuckergehalt unserer Tauben schwankt zwischen 178 und 201 mg/100 cm³ Blut. Bei Erlenbach (1938) lag der Schwankungsbereich des Normalblutzuckergehalts zwischen 184 und 224 mg/100 cm³ Blut. Außerdem stellte er 25% reduzierende Nichtzuckeranteile im Blut der Tauben fest. Das stimmt mit meinen Beobachtungen während derselben Versuche überein. Alter, Geschlecht, Temperatur und Hunger beeinflussen den Blutzuckerspiegel der Tauben nicht. Das stimmt mit den Befunden von Honeywell 1921, Erlenbach 1938 und Sturkie 1954 überein. Der 5. Versuch bewies, daß die Tauben eine hohe Widerstandskraft gegen Insulin besitzen, was ja auch andere Autoren bestätigen. Eine Spritze von 60 Insulineinheiten rief keine Hypoglykämie hervor und die Tauben verhielten sich normal. Unterschiede ergaben sich jedoch in der Stärke der tödlichen Dosis. Alle Autoren mit Ausnahme von Chen und seinen Mitarbeitern gaben an, daß die Taube von einer 6—30fachen Kaninchendosis stirbt. Chen mußte dagegen 1945 zwischen 400—1200 Insulineinheiten pro Kilogramm Körpergewicht anwenden, um hypoglykämische Krampfzustände auszulösen.

Bei meinen Versuchen wirkten 360 E/kg Körpergewicht für eine Taube tödlich, obwohl nach 5 Std der normale Blutzuckerspiegel wieder erreicht wurde, während er bei 480 E ständig sank bis die Tauben an Erschöpfung eingingen. 240 E/kg Körpergewicht lösten bereits in 1 Std eine starke Blutzuckersenkung aus, doch nach 3 Std war der Blutzucker bereits wieder normal. 180 E änderten dagegen den Blutzucker gar nicht mehr.

Der Versuch zeigte, daß die tödliche Dosis zwischen 240 und 360 E/kg Körpergewicht liegt. Sie beträgt das 720fache der Insulinmenge, die normalerweise einem Kaninchen eingespritzt wird, um seinen Blutzuckergehalt auf die Hälfte herabzusetzen.

Wenn wir die Versuche mit Taubenpankreasextrakten bei Kaninchen und Tauben miteinander vergleichen, so fällt folgendes auf: Bei den Kaninchen setzte die Glukagonwirkung erst nach $^1/_2$ Std ein, während sie bei den Tauben bereits nach 5 min festzustellen war. Die Insulinwirkung, die bei den Kaninchen nach 8 Std noch die gleiche Stärke erreichte wie die anfängliche Wirkung des Glukagons, trat bei den Tauben überhaupt nicht in Erscheinung. Wir können vermuten, daß das auf dem großen Glukagonanteil, der vom Taubenpankreasextrakt gebildeten Hormone beruht.

Im 7. Versuch war die Wirkung des Glukagons besonders stark, nachdem das Insulin des Taubenpankreasextrakts inaktiviert worden

war. Besonders auffallend ist, daß der Blutzucker, nachdem er nach Erreichen des Höchstwertes wieder stark abgenommen hat, noch einmal ansteigt, ehe er ganz zum Normalwert zurückkehrt.

Das Kalbsinsulin wurde elektrophoretisch in 2 Fraktionen zerlegt, was mit den Beobachtungen von SUTHERLAND und seinen Mitarbeitern aus dem Jahre 1949 und denen von STEIGERWALD und SCHÜTTE 1953 übereinstimmt. Der Taubenpankreasextrakt dagegen wurde elektrophoretisch in 5 Fraktionen gespalten, 2 aus Insulin und 3 aus Glukagon, wie dies durch Auszüge aus den Elektrophoresestreifen und Einspritzungen bei Kaninchen geprüft wurde. Das Glukagon wanderte sehr viel langsamer als das Insulin (SUTHERLAND u. Mitarb. 1949). STEIGERWALD 1953 bekam von Rohkalbsinsulin 4 Fraktionen. Das Taubenglukagon zerfiel bei meinen elektrophoretischen Untersuchungen in 3 Fraktionen. BROMER und seine Mitarbeiter bekamen 1956 vom Kalbsglukagon nur 2 Fraktionen.

Histologisch betrachtet, besitzt das Pankreas der Taube eine große Zahl von Inseln im zur Milz gelegenen Abschnitt des Pankreas, sehr wenige dagegen in den anderen Abschnitten, etwa im Verhältnis 30:3. Die Inseln sind meist aus α-Zellen und nur wenig aus B-Zellen aufgebaut.

Summary

1. The normally used insulin is contaminated with the hyperglycaemic-glycogenolytic factor.

2. The pancreas extract of the pigeon is composed of a large amount of glucagon and of a small amount of insulin.

3. The effect of the HGF (glucagon) of the pancreas extract of the pigeon appears 45 minutes after the injection into the rabbit and the effect of insulin begins 8 hours after the injection.

4. In contrast to the HGF of MOHNIKE and BOSER the HGF of the pigeon does not contain sugar; it is therefore not a glucoproteid.

5. The pigeons resist insulindoses of 60 units. When this is calculated in relation to the body weight, it means 360 times the amount of insulin which, when injected into a rabbit, causes its normal blood sugar to fall by 50%.

6. The pigeons died after the injection of 360 units of insulin (or more) calculated in relation to the body weight.

7. The extract of the pigeon's pancreas, when injected into a pigeon produces no sign of hypoglycaemia after 8 hours in contrast to the situation after injection into rabbits.

8. The pure insulin of calf is electrophoretically separated into 2 fractions, while the glucagon of the pigeons is separated into 3 fractions and the extract of the pigeons pancreas is separated into 5 fractions: 2 have insulin activity and 3 have glucagon activity.

9. The ratio of glucagon to insulin is 7:3 as judged by electrophoresis.

10. The pancreas of the pigeon is composed of a large number of islets of Langerhans. These are located first of all in the dorsal lobe and the lobe of the pancreas near the spleen.

11. The islets of Langerhans in the pancreas of the pigeon are composed largely of α-cells and to a small extent of β-cells.

12. The number of the islets of Langerhans found in 100 sections of the lobe near the spleen was about 1000, while the number in the other lobes was about 150 in 100 sections.

Literatur

Bensley, R. R.: The oesophageal glands of Urodela. Biol. Bull. **2**, 87 (1906/07).

Beutler, R.: Vergleichende Betrachtungen über den Zuckergehalt des menschlichen und tierischen Blutes. Ergebn. Biol. **17**, 1 (1939).

Bromer, W. W., L. G. Sinn and O. K. Behrens: The amino acid sequence of Glucagon III—The hydrolysis of Glucagon by Trypsin. V—Location of amino groups, acid degradation studies and summary of sequential evidence. J. Amer. chem. Soc. **79**, 2801, 2807 (1957).

Bürger, M., u. W. Brandt: Über das Glucagon (die hyperglykämisierende Substanz des Pankreas). Z. ges. exp. Med. **96**, 374 (1935).

Buddenbrock, W. v.: Vergleichende Physiologie. Das Pankreas als innersekretorisches Organ. **4**, 98 (1950).

Burn, J. H., D. J. Finney and L. G. Goodwin: Insulin. Textbook of biological standardization. II. edit., p. 194. Oxford: Clarendon Press 1950.

Cassidy, G. J., S. Dworkin and W. H. Finney: The action of insulin on the domestic fowl. Amer. J. Physiol. **75**, 609 (1925).

Chen, K. K., R. Anderson and N. Maze: Susceptibility of birds to insulin as compared with mammals. J. Pharmacol. exp. Ther. **84**, 74 (1945).

Davis, J. C.: Hydropic degeneration of the α-cells of the pancreatic islets produced by Synthalin A. J. Path. Bact. **64**, 575 (1952).

Erlenbach, F.: Experimentelle Untersuchungen über den Blutzucker bei Vögeln. Z. vergl. Physiol. **26**, 121 (1938).

Gaede, K., H. Ferner u. H. Kastrup: Über das zweite Kohlenhydratstoffwechselhormon der Bauchspeicheldrüse (Glucagon) und seine Herkunft aus dem α-Zellensystem. Klin. Wschr. **28**, 388 (1950).

Gomori, G.: A differential stain for cell types in the pancreas islets. Amer. J. Path. **15**, 497 (1939).

Grassmann, W., u. K. Hannig: Ein quantitatives Verfahren zur Analyse der Serumproteine durch Papierelektrophorese. Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem. **290**, 1 (1952).

Grassmann, W., R. Strobel, K. Hannig u. M. Deffner-Plöckl: Zur Konstitution des Insulins. Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem. **305**, 21 (1956).

Hagedorn, H. C., u. B. N. Jensen: Die Ferricyanid-Methode zur Blutzuckerbestimmung. Biochem. Z. **135**, 46 (1922); **137**, 92 (1922).

Holt, C. V., L. V. Holt, B. Kröner u. J. Küknau: Chemische Ausschaltung der α-Zellen der Langerhansschen Inseln. Naunyn-Schmiedeberg's Arch. exp. Path. Pharmak. **224**, 66 (1955).

Honeywell, H. E.: Studies of the suger in the blood of pigeons. Amer. J. Physiol. **57**, 152 (1921).

Honeywell, H. E., and O. Riddle: The action of iletin (insulin) on the blood sugar of pigeons. Proc. Soc. exp. Biol. (N.Y.) **20**, 248 (1922/23).

Houssay, B., A. Sordelli et P. Mazzocco: Action comparee de l'insuline sur diverse especes animales. C. R. Soc. Biol. (Paris) **11**, 744 (1923).

Jephcott, C. M.: Extraction of insulin and stability of various preparations. Trans. roy. Soc. Can. **15**, 183 (1931).

Koch, F. C., and M. E. Hanke: Practical methods in biochemistry, V. edit., p. 200. Baltimore 1948.

Krause, R.: Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Vögel und Reptilien, S. 286. Berlin u. Leipzig 1922.

Kumagai, T., and S. Ukai: Studies on the internal secretion of the pancreas. Tôhoku. J. exp. Med. **16**, 157 (1930).

La Grutta, G.: Sul meccanisms dei fenomeni convulsivi da insulina. Comportaments delle anitre sottoposte a dosi massive di insulina. Boll. Soc. ital. Biol. sper. **27**, 664 (1951).

MacDowell, R. J. S.: Handbook of physiology and biochemistry. p. 40. London: Bailliére, Tindall & Cox 1950.

Markowitz, J.: A note on the action of insulin on the blood sugar of fowl. Proc. Trans. roy. Soc. Can. **19** (5), 79 (1925).

Miller, R. A.: Effect of anterior pituitary preparations and insulin on islet cells of the pigeon's pancreas. Endocrinology **31**, 535 (1942).

Mohnike, G., u. H. Boser: Zum Glucagon-Problem. Naturwissenschaften **40**, 295 (1953).

Opdyke, D. F.: Response of fasted and non-fasted chicks to insulin. Endocrinology **31**, 363 (1942).

Piero, P. F., G. Galansino and G. Pozza: Glucagon, a second pancreatic hormone. Proc. of the Laurention Hormone Conference. Recent Progr. Hormone Res. **13**, 473 (1957).

Sanger, F.: Fractionation of oxidized insulin. Biochem. J. **44**, 126 (1949).

Sanger, F., and E. O. P. Thompson: The amino-acid sequence in the Glycyl-chain of insulin. Biochem. J. **53**, 353 (1953).

Sanger, F., and H. Tuppy: The amino-acid sequence in the Phenylalanyl chain of insulin. Biochem. J. **49**, 463 (1951).

Schmitz, E.: Lehrbuch der chemischen Physiologie, S. 520. Leipzig: Johann Ambrosius Barth 1958.

Starling, E. H.: Principles of human physiology, 8th edit. London 1941.

Staub, A., L. Sinn and O. K. Behrens: Purification and crystallization of Glucagon. J. biol. Chem. **214**, 619 (1955).

Steigerwald, H., u. E. Schütte: Präparative elektrophoretische Darstellung einer blutzuckersteigernden Substanz aus der Bauchspeicheldrüse. Klin. Wschr. **31**, 385 (1953).

Sturkie, P. D.: Avian physiology, p. 192. Itheca and New York 1954.

Sutherland, E. W., and C. F. Cori: Influence of insulin preparations on glycogenolysis in liver slices. J. biol. Chem. **172**, 737 (1948).

Vincent, S., and F. D. Thompson: On the relations between the islets of Langerhans and the zymogenous tubules of the pancreas. Inter. Mschr. Anat. Physiol. **24**, 61 (1908).

Weitzel, G., E. Buddecke u. D. Kraft: Zink und Glucagon im Pankreas der Ente. Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem. **305**, 132 (1956).

Zagami, V.: Contributo alla conoscenza dell'azione dell'insulina negliuccelli. Del Dott. Boll. Soc. ital. Biol. sper. **2**, 541 (1927).

Dr. A. E. I. Al-Gauhari, Ain Schams University, Faculty of Science, Departement of Zoology, Abbassia, Kairo, Ägypten

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 60—132 (1960)

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen
(Direktor: Prof. Dr. F. P. Möhres)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE FUNKTION DES ZENTRALNERVENSYSTEMS UND INSBESONDERE DES GEHIRNES BEI DER FORTBEWEGUNG UND DER LAUTERZEUGUNG DER GRILLEN* **

Von

Franz Huber

Mit 38 Textabbildungen

(Eingegangen am 7. September 1960)

Inhalt

Seite

Einleitung 61
Methodik und Vorversuche 61
A. Behandlung der Grille vor dem Reizversuch 61
B. Blut- und Sauerstoffversorgung des Kopfraumes 62
C. Uni- und bipolare Reizung 64
D. Reaktionen beim Einführen der Reizelektroden 66
E. Verhalten der Grillen während der Elektrokoagulation 67
F. Histologische Kontrolle des Reizortes 68
Reizparameter und Reaktionsverlauf 69
A. Wahl der Reizform 69
B. Messung der Stromstärke und des Gesamtwiderstandes 69
C. Wiederholbarkeit des gleichen Reizeffektes 70
D. Frequenz, Intensität, Reizzeit und Reaktionsablauf 73
E. Nacheffekte bei zentraler Reizung 75
F. Die Konkurrenz bei zentraler Reizung 76
Lokomotion und Drehtendenz 78
A. Bekanntes über die nervösen Grundlagen der Fortbewegung 78
B. Ergebnisse der Hirnreizung 79
I. Aktivierung der Lokomotion 79
II. Hemmung der Lokomotion 81
III. Lokomotion und Verhalten 82
IV. Drehtendenz beim Laufen 83
C. Topographische Gesichtspunkte 83
I. Anatomische Vorbemerkungen 83
II. Lokalisation der Reizstellen 87
D. Ergebnisse der Elektrokoagulation 88
Singbewegung und akustisches Verhalten 89
A. Biologische Bedeutung der Lautäußerungen 89

* Herrn Prof. Dr. W. R. Hess in Verehrung und Dankbarkeit gewidmet.

** Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich herzlich für die Förderung dieser Arbeit. Mein Dank gilt ferner den Herren Prof. Dr. O. A. M. Wyss und Dr. R. J. H. Oberholzer, Physiologisches Institut der Universität Zürich, und Herrn Dr. D. Burkhardt, Zoologisches Institut der Universität München, für Beratung in methodischen Fragen.

Seite
B. Mechanik und morphologische Grundlagen der Singbewegung 90
C. Zirprhythmen 93
D. Die zentralnervösen Systeme der Singbewegung 95
I. Mindeststruktur für die Lauterzeugung 96
II. Die Funktionen des 2. Thorakalganglions 97
III. Funktionen des Gehirnes bei der Lauterzeugung 100
Schlußfolgerungen und Diskussion der Ergebnisse 113
A. Lokomotion 113
B. Drehtendenz 114
C. Singbewegung und akustisches Verhalten 116
I. Mesothorakalganglion 116
II. Gehirn 118
Zusammenfassung 124
Literatur 127

Einleitung

Bei den Insekten sind die Leistungen des Zentralnervensystems (ZNS) und insbesondere die des Gehirnes bei der Steuerung und Koordination von Verhaltensweisen noch weitgehend unerforscht. Es fehlen engbegrenzte Eingriffe im ZNS und elektrophysiologische Untersuchungen an zentralen Neuronen und Neuronengruppen, die zur Aufklärung des Ortes und der Arbeitsweise der Zentren notwendig sind.

Die punktförmige elektrische Reizung und Ausschaltung ist eine Methode, um in die funktionelle Organisation des ZNS Einblick zu gewinnen. Sie wurde mit Erfolg zur Aufklärung der Leistungen des Stammhirnes der Säugetiere (Hess 1928—1954; Hunsperger 1956) und der Vögel (v. Holst 1957, 1960) herangezogen. Ich habe diese Methode übernommen und sie den besonderen Verhältnissen bei den Insekten angepaßt (Huber 1957; Oberholzer und Huber 1957).

In dieser Arbeit berichte ich über die Beziehungen zwischen den Reizgrößen und dem Reaktionsverlauf, über Ergebnisse der Zusammenarbeit des Gehirnes mit den Ganglien des Bauchmarks bei der Kontrolle, Steuerung und Koordination der Ortsbewegung, der Lauterzeugung und des akustischen Verhaltens von *Gryllus campestris* L. und *Acheta domesticus* L. Beide Arten unterscheiden sich in den Grundzügen ihres Verhaltens kaum voneinander (Khalifa 1949, 1950; Haskell 1953; Huber 1955, 1960b; Faber 1957; v. Hörmann-Heck 1957; Alexander 1957, 1960). Die anatomischen Grundlagen des ZNS werden nur in dem Maße besprochen, wie sie zur Angabe des Eingriffes und der Reizorte notwendig sind.

Methodik und Vorversuche

A. Behandlung der Grille vor dem Reizversuch

Zur Hirnreizung und für Eingriffe in das ZNS wurden nur Männchen der beiden Arten ausgewählt, die eine Spermatophore in ihrer Penistasche trugen und ein voll entwickeltes akustisches Verhalten zeigten.

Über die Befestigung des Tieres in der Reizanordnung, über die Operationen am Gehirn und das Einführen der Elektroden habe ich bereits früher ausführlich berichtet (HUBER 1957, 1959; OBERHOLZER und HUBER 1957).

Der auf dem Notum des Prothorakalsegmentes angeklebte Metallhalter beeinträchtigt die Bewegungen des Männchens nicht. Die Tiere stridulieren (Abb. 1) und kommen sogar zur Kopulation, bei der das Weibchen auf den Rücken des Männchens aufsteigen muß; dann wird die Spermatophore übertragen (HUBER 1955). Auch die Zirprhythmen der verschiedenen Grillengesänge bleiben unverändert (Abb. 2), jedoch sind die bei einer einzigen Elytrenbewegung erzeugten Laute, die Silben, verkürzt und in der Amplitude stärker moduliert als im Normalfall. Verantwortlich hierfür ist der Halter, der durch sein Gewicht die Spannungsverhältnisse im Bereich der Elytrengelenke und damit die Geschwindigkeit und Amplitude der Flügelbewegung ändert.

Die in das freigelegte Gehirn eingeführte differente Reizelektrode, ein bis zur Spitze mit Lack isolierter Silber- oder Wolframdraht mit einem Durchmesser von 15, 20 oder 30 μ, hängt an einem dünnen isolierten Zuleitungsdraht. Sie folgt den Kopfbewegungen des Tieres und den Hirnbewegungen, die durch den periodischen Blutstrom und den Schluckakt verursacht werden. Die Hämolymphe gerinnt an der Oberfläche (vgl. YEAGER und KNIGHT 1933) und bildet ein Häutchen, das die Wunde schützt und die Elektrode im Kopf verankert. Die großflächige indifferente Elektrode steckt im dorsalen Hämolymphraum des Prothorax (Abb. 3).

Zur Fortbewegung auf der Stelle erhält die Grille einen Korkball, den sie entgegen der Laufrichtung dreht und beim Springen und Fliegen abwirft. 10 cm hinter dem Tier steht das Mikrophon[1] zur Aufzeichnung der Gesänge auf das Tonband. In dieser Anordnung kann man bei Zimmertemperatur 4—8 Std mit den Tieren arbeiten.

B. Blut- und Sauerstoffversorgung des Kopfraumes

Bei der zur Hirnreizung notwendigen Operation werden Abschnitte des Blutgefäß- und des Tracheensystems verletzt. Es war daher festzustellen, inwieweit der Eingriff die Blut- und Sauerstoffversorgung des Gehirnes beeinträchtigt.

a) Blutversorgung. Bei den Orthopteren durchzieht die Aorta als dünnes Rohr den Thorax, legt sich im Bereich der Halsregion eng an den Oesophagus an und tritt durch das breite Hinterhauptsloch in die Kopfkapsel ein (Abb. 4). Unmittelbar vor und unter dem Gehirn öffnet sich das Gefäß in der Form eines Trichters. Die dorsale Wand schmiegt sich eng an die Hirnhaut an, die laterale und ventrale gehen in die Bindegewebssepten des vorderen Kopfraumes über. Zu beiden Seiten des Aortentrichters liegen die Antennen-Ampullen, die als akzessorische Herzen Hämolymphe aufsaugen und sie in der Systole in die langen Fühlergeißeln pumpen. Diese Bläschen werden beim Eingriff nicht verletzt.

Aus der Aorta wird eine nahezu farblose Hämolymphe rhythmisch in den Kopf gepumpt. Der Pulsschlag ist bei eröffneter Kopfkapsel zu sehen, seine Frequenz schwankt bei 25° C zwischen 43—52 Systolen je Minute. Die Hämolymphe umspült

[1] Mikrophon GDM 21 (Firma Grundig); elektrodynamischer Typ mit einem Frequenzbereich von 200 Hz bis 18 kHz und einer linearen Übertragung der Schallamplitude zwischen 600 Hz und 15 kHz; Tonbandgerät: TK 819 (Firma Grundig).

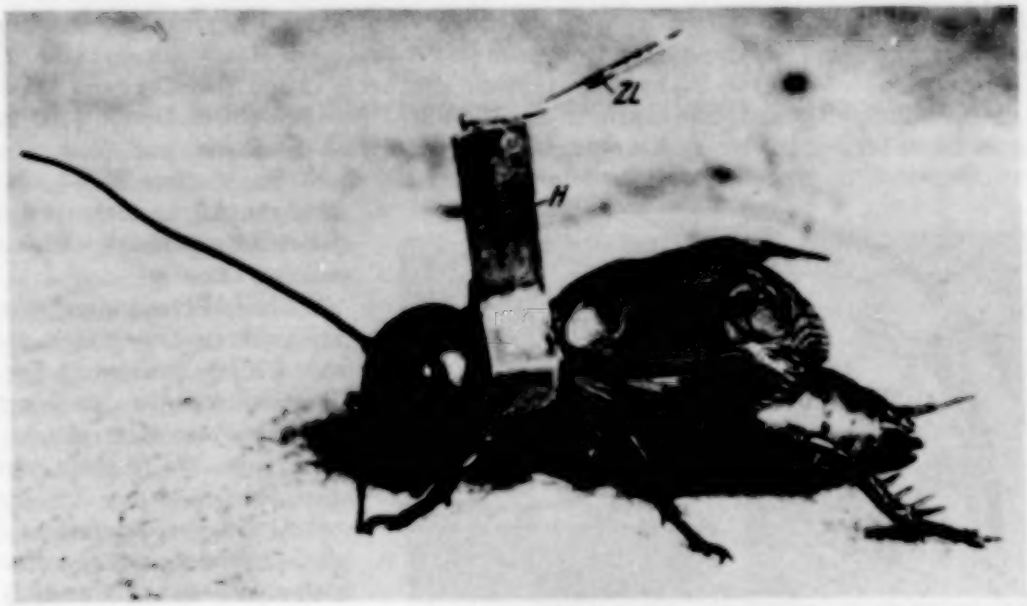


Abb. 1. Singendes Feldgrillenmännchen mit Halter (*H*) und Zuleitungsdraht (*ZL*) zur indifferenten Elektrode im Prothorax

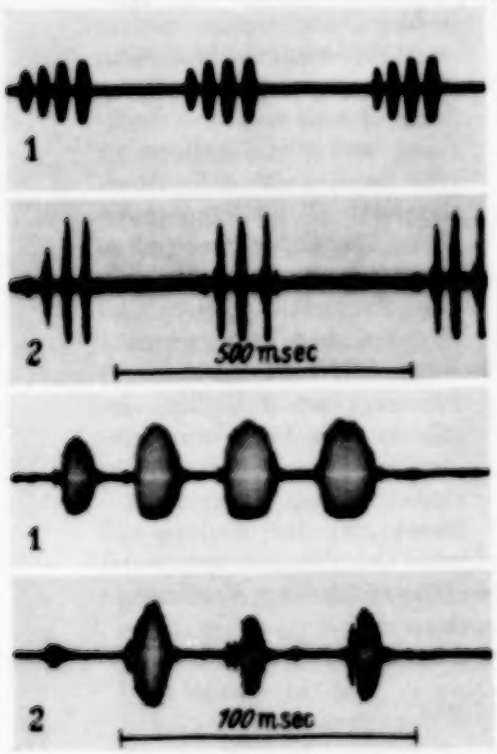


Abb. 2

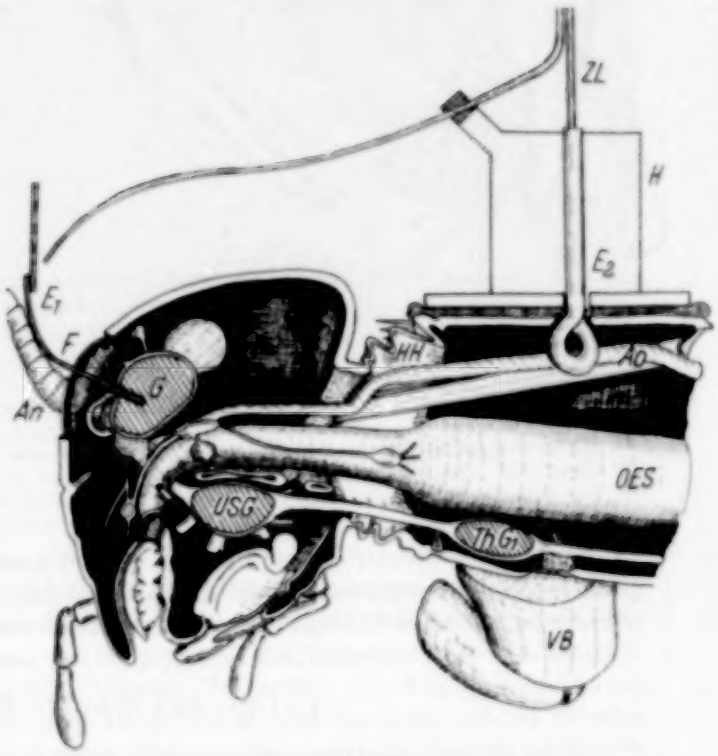


Abb. 3

Abb. 2. Gewöhnlicher Gesang der Feldgrille vor (1) und nach (2) dem Ankleben des Halters

Abb. 3. Optischer Schnitt durch Kopf und Prothorax der Hausgrille zur Demonstration der Elektrodenlage. *An* Antenne; *Ao* Aorta; E_1 differente, unipolare Reizelektrode; E_2 indifferente Bezugselektrode; *F* Operationsfeld; *G* Gehirn; *H* Halter; *HH* Halshaut; *OES* Oesophagus; *TH.G*$_1$ Prothorakalganglion; *USG* Unterschlundganglion; *VB* Hüfte und Schenkelstumpf des rechten Vorderbeines; *ZL* Zuleitungsdraht zur indifferenten Elektrode

das Gehirn und fließt in die großen ventralen Kopfräume ab. In das Ganglion selbst treten keine Gefäße ein, und ebensowenig konnte ich Hämolymphräume im Gehirn nachweisen. Die Nährstoffe müssen demnach durch die zweischichtige, aus Neurallamelle und Perineurium bestehende Hirnhülle diffundieren. Es ist noch zu untersuchen, ob es bevorzugte Stellen für den Stofftransport gibt oder ob die Permeabilität der Hülle in Anpassung an den Hirnstoffwechsel geändert werden kann.

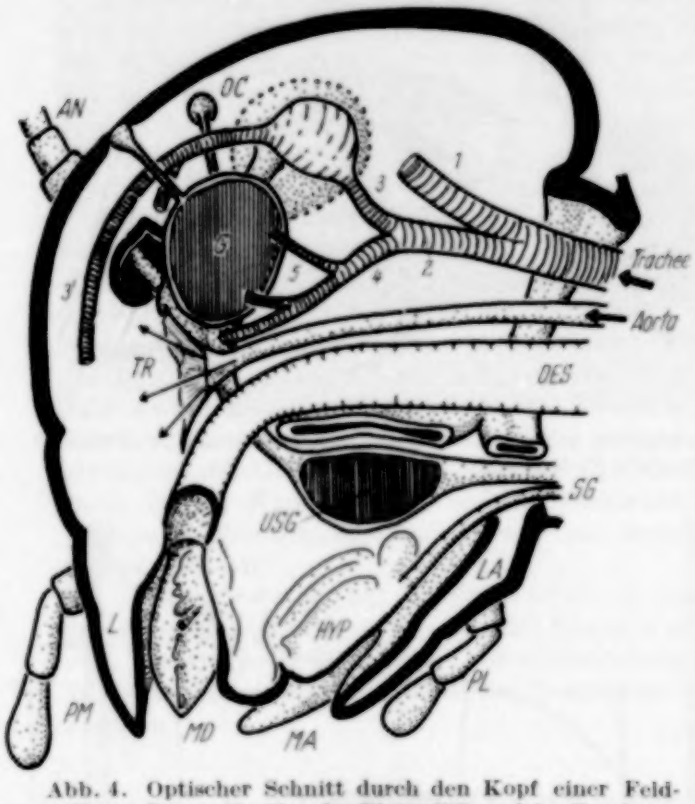


Abb. 4. Optischer Schnitt durch den Kopf einer Feldgrille zur Demonstration des Blutgefäß- und des Tracheensystems. *An* Antenne; *G* Gehirn; *HYP* Hypopharynx; *LA* Labium; *L* Labrum; *MA* Maxille; *MD* Mandibel; *Oc* Ocellus; *OES* Oesophagus; *PL* Palpus labialis; *PM* Palbus maxillaris; *SG* Speicheldrüsengang; *TR* trichterförmige Öffnung der Aorta; *USG* Unterschlundganglion; *1—5* Tracheenäste der beiden dorsalen Stämme. Weitere Erklärung im Text

b) O_2-Versorgung. Dorsal und ventral treten bei den Grillen zwei große Tracheenstämme in den Kopf ein (Abb. 4). Hier interessiert nur der Verlauf der dorsalen Stämme. Beide teilen sich in einen lateral und median nach vorne ziehenden Ast (*1* und *2*). Der erste versorgt die mächtigen Kaumuskeln und die peripher gelegenen optischen Ganglien, der zweite teilt sich hinter dem Gehirn in 2 Systeme. Eines (*3*) erweitert sich zu einem Luftsack und gibt Tracheen an die Antennen und die Oberlippe ab (*3'*). Diese werden beim Eingriff entfernt, ohne eine Störung in der Motorik und Sensorik der genannten Kopfanhänge zu verursachen. Das 2. System (*4*) versorgt an 2 Stellen, im Gebiet der Pars intercerebralis und an der Grenze von Proto- und Deutocerebrum, das Gehirn (*5*) durch kurze Tracheenbündel, die von der Rückseite in das Ganglion eintreten und sich sofort in zahlreiche Tracheolen aufzweigen. Der Eingriff an der Vorderseite des Gehirns beeinträchtigt also die Sauerstoffversorgung nicht.

C. Uni- und bipolare Reizung

Von unipolarer Reizung spricht man dann, wenn nur eine Elektrode, von bipolarer, wenn zwei benachbarte aber voneinander isolierte Elektroden in ein Ganglion eingeführt werden (Abb. 5). Ich verwendete bipolare Elektroden, bei denen die Einzeldrähte zu einer Doppelelektrode zusammengekittet und voneinander isoliert waren. Der Abstand betrug 15—20 μ. Eine weitere Möglichkeit der Reizung besteht in der

Kombination der unipolaren und bipolaren Technik. Bei einer eingeführten Doppelelektrode kann man ohne Bezugselektrode im Thorax bipolar, oder mit ihr unipolar über den einen oder anderen Pol reizen.

Jedes der genannten Verfahren hat Vorzüge und Nachteile: Die Stromdichte ist in unmittelbarer Nähe der Mikroelektrodenspitze im Gehirn am höchsten und 90% der am Gewebe liegenden Reizspannung fallen in einem Bereich ab, der innerhalb des 10fachen Elektrodendurchmessers liegt. Bei der unipolaren Methode kann die Grenzflächenimpedanz der niederohmigen Bezugselektrode im Thorax praktisch vernachlässigt werden, und damit ist der Gesamtwiderstand des Systems (= Gewebe- und Elektrodenimpedanz) geringer als bei bipolarer Technik. Hier steigt der Widerstand um die doppelte Elektrodenimpedanz an, und außerdem erhöht sich der Gewebswiderstand (BURKHARDT 1957 und mündliche Mitteilung). Mit anderen Worten: Bei der bipolaren Reizung benötigt man eine wesentlich höhere Ausgangsspannung für den Fall, daß die für die Reaktion verantwortlichen Elemente gleich weit von den Spitzen entfernt und die Übertragereigenschaften unverändert sind. In der unipolaren Anordnung wird nur eine Elektrode eingeführt und die Stichverletzung bleibt gering. Für die Lokalisation der Reizwirkung ist aber die große Entfernung der Elektroden von Nachteil. Zwischen Gehirn und Thorax liegt Gewebe verschiedener Schichtung und Leitfähigkeit. Die Stromverteilung kann selbst bei Reizung eng benachbarter Hirnstellen verschieden sein und bei höheren Reizspannungen können sich irgendwo im dazwischenliegenden Gewebe oder im Gehirn selbst virtuelle Reizstellen bilden, die eine Lokalisation unmöglich machen. Der histologisch ermittelte Reizpunkt muß also nicht unbedingt mit dem physiologischen Erregungsschwerpunkt identisch sein. Diese Nachteile entfallen bei der bipolaren Methode. Hier ist das elektrische Feld gerichtet, und der Reizeffekt hängt davon ab, in welchem Winkel die Stromlinien die Fasern schneiden. Lokalisatorisch nicht verwertbare Fernwirkungen zu starker Reize sind natürlich in beiden Fällen möglich. Es ist daher unerläßlich, die Reizstärke nicht mehr als über den 2—3fachen Schwellenwert zu erhöhen.

Abb. 5. Grillenmännchen (*G. bimaculatus* DE GEER) in der Reizanordnung mit einer bipolaren (E_1) Elektrode im Gehirn, dem Halter (H) und der Bezugselektrode im Prothorax (E_2)

Im Laufe dieser Untersuchungen habe ich beide Reizmethoden verwendet, wegen der Kleinheit des Gehirnes — Rauminhalt etwa 0,8 mm³ — und der dichten Packung der Nervenzellen und Fasern vorzugsweise die unipolare. Sie ist die lokalisatorisch zwar ungünstigere aber hinsichtlich der Verletzung günstigere Methode für kleine Objekte. Außerdem kann hier die Elektrodenanordnung für die Elektrokoagulation beibehalten werden (OBERHOLZER und HUBER 1957).

Die kombinierte Methode ist im Prinzip eine Zweipunktreizung und eignet sich zur Differenzierung der Reaktionen in besonders dicht gepackten Hirnarealen (Tabelle 1).

Tabelle 1. *Selektive Auslösung von Laufen und Singen bei Reizung eng benachbarter Hirnstellen mit der kombinierten Methode*

LZ = Latenzzeit in Sekunden; Frequenz = 58 Imp./sec; Intensität = 12 μAmp; Reizzeit = 25 sec; Pol 1: Außenrand des linken Cauliculus (Stiel des Pilzkörpers); Pol 2: Fasern des linken Cauliculus.

Reiz-methode	Anzahl der Versuche	LZ	Reaktionen
Bipolar	5	4—11	Laufen mit Drehtendenz nach beiden Seiten, Hemmung der Lokomotion mit zunehmender Reizzeit, Singen!
Unipolar Pol 1	6	3—16	Laufen mit Drehtendenz nach links
Unipolar Pol 2	4	11—22	Fühlerbewegungen, Singen!

Bei bipolarer Reizung werden hier Elemente erregt, die Impulse zu mehreren efferenten Systemen leiten, und Reaktionen ausgelöst, die miteinander in Konkurrenz treten. Die unipolare Reizung über den einen oder den anderen Pol der bipolaren Elektrode führt dagegen zu einer selektiven Auslösung von Gesang und Lokomotion.

D. Reaktionen beim Einführen der Reizelektroden

Katzen bleiben beim Einstechen dicker Elektroden — Durchmesser 0,1 und 0,25 mm — in den Hirnstamm ruhig auf dem Versuchstisch stehen und zeigen auch bei zwei und mehr eingeführten Drähten keine Störungen im Verhalten (HESS 1954; HUNSPERGER 1956 und persönliche Beobachtung). Wache Grillen sprechen dagegen immer an, wenn die Elektrode durch die Hirnhaut in das Ganglion vorgeschoben wird. Der mechanische Reiz induziert je nach Hirnort verschiedenartige Bewegungsweisen, die in der Regel nach 2—5 min abklingen. Im Insektengehirn sind die Strukturen so dicht gelagert, daß auch sehr dünne Drähte einen genügend großen Bereich verletzen; im Hirnstamm der Wirbeltiere sind Zellregionen und Fasern reichlicher von Gliamaterial durchsetzt und aufgelockert. Sie werden beim Einstechen der Elektroden beiseite geschoben und daher weit weniger geschädigt (HESS 1954).

Die bei der Verletzung des Gehirnes ausgelösten Reaktionen können aber ebenfalls zur Lokalisation der Hirnfunktionen herangezogen werden (HUBER 1955, 1959) und das folgende Protokoll:

	Tier 1	Tier 2
Einstich	*Gesang* (85 sec)	Fühlerbewegung (22 sec)
Reizung	Hemmung der Lokomotion	*Gesang* + Rivalenverhalten
Entfernen der Elektrode	*Gesang* (123 sec)	—
Stichkanal = Verletzung	Rand des *rechten Cauliculus*	Zellen vor dem rechten Pilzkörper
Reizorte	Protocerebrum, Neuropilem	*rechter Cauliculus*

Drei Ergebnisse sind wichtig: Die Zellen und Fasern entlang des Stichkanals der Elektrode bleiben über Stunden erregbar und funktionstüchtig, denn Tier 1 antwortet beim Einstechen und beim Herausziehen der Elektrode, d. h. bei mechanischer Reizung, mit der gleichen Reaktion, dem Gesang. Das Gebiet der Reizwirkung umfaßt dagegen den Stichkanal nicht mehr: Während der Reizung treten andere Effekte auf, die entsprechend den verschiedenen Orten verschieden sind. Verletzungsreaktion und Reizeffekt können aber zur Lokalisation verwendet werden. Übereinstimmend lösen mechanische (Tier 1) und elektrische Reize (Tier 2) im Gebiet des Cauliculus, eines der Stiele der Pilzkörper, Gesang aus. Damit wurde an 2 Tieren mit 2 Methoden ein gleiches gesanginduzierendes Hirngebiet ermittelt.

E. Verhalten der Grillen während der Elektrokoagulation

Die Methode der HF-Koagulation ist bei Oberholzer und Huber (1957) beschrieben. Hier sei ergänzend mitgeteilt, daß lackisolierte Elektroden mit einem Durchmesser unter 20 μ für eine engbegrenzte Ausschaltung ungeeignet sind. Ihre große Wärmeleitfähigkeit bedingt während des Stromdurchganges neben der beabsichtigten Schädigung an der Elektrodenspitze (Abb. 6a) auch eine entlang des Elektrodenschaftes (Abb. 6b).

Tabelle 2. *Beispiele für ähnliche Reaktionen der Grillen beim Einführen der Reizelektroden und während der Koagulation*

R = rechts; L = links; G = gerade.

Tier	Reaktionen beim Einführen	Reizeffekte	Reaktionen während der Koagulation
29	Laufen (R)	Laufen (G)	Laufen (R) + Sprung
34	Singen	Atmungshemmung	Singen
39	Singen	Laufen (G)	Singen + Laufen

Während des Koagulierens zeigt die Grille — im Gegensatz zur Katze (Hess 1949, 1954) — in der Regel jene Verhaltensweisen, die schon beim Einstechen der Elektroden aufgetreten sind (Tabelle 2). Man darf daraus schließen, daß der Primäreffekt der Koagulation in einer

thermischen Reizung besteht, die nur entlang des Stichkanals wirksam wird, während an der Spitze die Ausschaltung so rasch einsetzt, daß dieser vorauseilende Reizeffekt nicht mehr beobachtet werden kann.

Abb. 6. Sagittalabschnitte durch das Gehirn im Bereich des Zentralkörpers (*CC*), der Brücke (*PC*) und der Pars intercerebralis (*PI*) mit den Koagulationsherden (*KH*) und dem Stichkanal (*S*). *BA* Balkenende des linken Pilzkörpers; *N* Neuropilem; *NC*$_1$ Nervus corporis cardiaci I; V = Vorder-, R = Rückseite des Gehirnes; Pfeile geben die Einstichrichtung an. Färbung: Azan

Zur Kontrolle der Ausschaltung wurde bei allen Tieren der gleiche Hirnpunkt 30—40 min nach der Koagulation erneut gereizt. In vielen Fällen war nur die Schwelle der auch vor der Ausschaltung auslösbaren Reaktion angestiegen, d. h. es blieben in der näheren Umgebung des Herdes Neurone unbeschädigt, die dem gleichen Funktionssystem angehören. Regelmäßig sank der Gesamtwiderstand nach der Koagulation ab; es wurde daher bei gleicher Reizspannung ein größeres Hirnareal gereizt (Abb. 7).

F. Histologische Kontrolle des Reizortes

Über die Methoden der Fixierung, der Färbung und Imprägnation der Fasern habe ich an anderer Stelle berichtet (HUBER 1960). Bei Verwendung von Azan nach HEIDENHAIN heben sich die koagulierten Hirngebiete durch intensive Rotfärbung deutlich ab (= schwarze Stellen in den Abb. 6a und b). Jeder eindeutig lokalisierte Reizpunkt wurde in ein Hirnschema übertragen, wobei dort das Symbol entweder den Mittelpunkt des Herdes oder das Ende des Stichkanals kennzeichnet. Das Gebiet der Reizwirkung ist wahrscheinlich größer. Daher ist zu vermuten, daß bei benachbarten Reizpunkten, welche die gleiche Reaktion beeinflußten, dieselben nervösen Strukturen erregt worden sind.

Reizparameter und Reaktionsverlauf

Hauptziel dieser Arbeit ist die Aufklärung der Funktion bestimmter Orte im ZNS. Die Reaktion wird aber nicht nur von dem Reizort und seinen Verbindungen zu anderen nervösen Stellen bestimmt, sondern auch von den Reizparametern. Hierüber soll zunächst gesprochen werden.

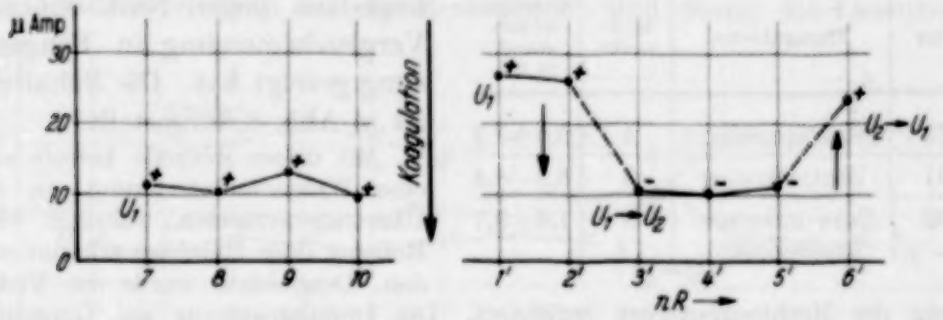


Abb. 7. Änderung der Reizstromstärke (in µAmp) nach der Koagulation bei gleichbleibender Reizspannung (U_1) durch Änderung des Objektwiderstandes. Pfeile geben die Stellen im Versuch an, bei denen die Reizspannung geändert wurde (↓ = $U_1 \rightarrow U_2$; ↑ = $U_2 \rightarrow U_1$); nR Anzahl der aufeinanderfolgenden Reizungen; + = Reaktion tritt innerhalb der Reizzeit von 20 sec ein; — = Reaktion fällt aus

A. Wahl der Reizform

Periphere Nerven werden bei Reizung mit Impulsen verschiedener Form und Anstiegssteilheit verschieden rasch erregt. Fasern des somatomotorischen Systems der Wirbeltiere sprechen auf kurze Rechteckimpulse schneller an als solche des vegetativen Nervensystems (Hess 1932). Dabei scheint die unterschiedliche Akkomodation eine Rolle zu spielen (Diecke 1954). Im ZNS konnte Hess ferner zeigen, daß kurze Rechteckimpulse vorwiegend die rasch reagierenden Elemente motorischer Systeme erregen und Impulse mit verzögertem Anstieg und Abfall ein Vorschnellen der motorischen Effekte verhindern und die träger reagierenden vegetativen Elemente besser zur Darstellung bringen. Bei den Insekten fehlen ausreichende reizphysiologische Untersuchungen. Ich konnte lediglich feststellen, daß Rechteckimpuls und Kondensatorentladung zur Reizung der Ganglien gut geeignet sind und befriedigendere Ergebnisse liefern als sinusförmige Wechselströme, die bereits bei geringen Spannungen Masseneffekte induzieren und zum Elektroschock führen.

B. Messung der Stromstärke und des Gesamtwiderstandes

Als Maß für die Reizintensität gebe ich die Stromstärke an. Diese wird durch Messung des Spannungsabfalles an einem Widerstand bestimmt (indirekte Methode), der zum Objekt in Serie geschaltet ist und $^1/_{10}$—$^1/_{100}$ des Gesamtwiderstandes beträgt. Die gleichzeitige Messung von Strom und Spannung erlaubt eine ungefähre Bestimmung des

Objektwiderstandes; die Werte in Tabelle 3 beziehen sich auf eine Reizfrequenz von 200 kHz (sinusförmiger Wechselstrom), unipolare Elektrodenanordnung und Wolframelektroden von 20 μ Durchmesser. Bei diesen hohen Frequenzen strebt die Elektrodenimpedanz gegen Null, wie eine Vergleichsmessung in Ringerlösung gezeigt hat. Die Schaltung ist in Abb. 8 dargestellt.

Tabelle 3. *Ohmscher Anteil des Gewebewiderstandes verschiedener Hirngebiete der Grillen*

Tier	Hirngebiete	Meßwerte	Gewebewiderstand in kΩ
73	Pilzkörperfasern	4	6,5—7,3
91	Zentralkörper	6	6,8—8,4
102	Pars intercerebralis-Zellen	5	7,4—9,7

Mit dieser Methode konnte auch eine Widerstandsänderung an den Übertragersystemen während einer Reizung oder Reizfolge erkannt werden. Desgleichen wurde die Verformung des Rechteckimpulses registriert. Die Impulsspannung am Generatorausgang (U_G) erleidet durch die Kondensatoreigenschaften der Elektrodengrenzflächen (C_E) und die Polarisationskapazitäten des Gewebes eine Verformung (U_{OB}) und entsprechend ändert sich auch der zeitliche Stromverlauf (I_{OB}). Die angegebene Stromstärke bezieht sich nur auf den Ohmschen Anteil, der kapazitive bleibt unberücksichtigt.

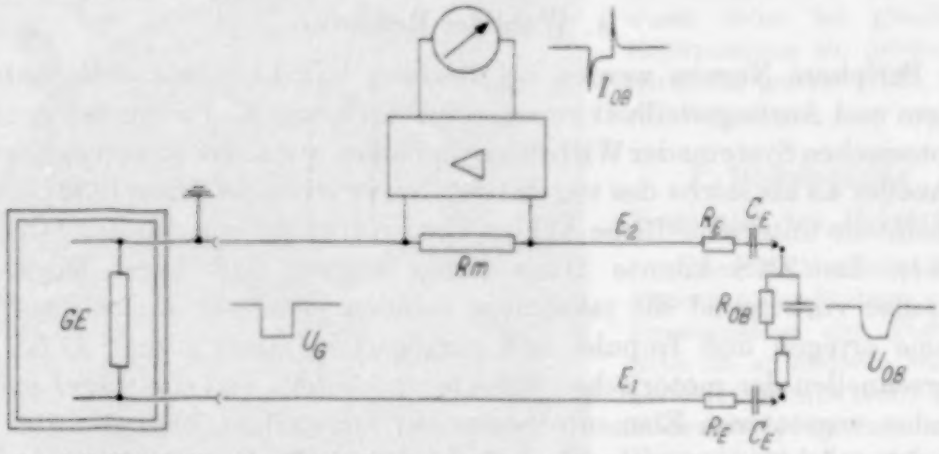


Abb. 8. Schaltbild für die Strom- und Spannungsmessung am Objekt. *GE* Rechteckgenerator; U_G Spannung am Generatorausgang ohne Objekt; U_{ob} Spannungsverlauf im Objekt; I_{ob} Stromverlauf; *Rm* Meßwiderstand; $Re + Ce$ Elektrodenwiderstand und Elektrodenkapazität; R_{ob} Ersatzschaltbild des komplexen Objektwiderstandes; E_{1+2} Elektroden; ◁ Verstärker

C. Wiederholbarkeit des gleichen Reizeffektes

Durch den elektrischen Reiz werden — abhängig von der Reizstärke — die in der Nachbarschaft der Elektrodenspitze liegenden Zellen und Fasern erregt oder in ihrer momentanen Aktivität verändert. Die Primärvorgänge können nicht beobachtet werden, wohl aber das Ergebnis: die Reaktion des Tieres. Die ausgelösten Antworten bleiben annähernd gleich, wenn die Elektrodenspitze ihren Ort im Ganglion beibehält und Elektroden und Gewebe ihre Übertragereigenschaften

nicht ändern. Physiologische Vorgänge am Reizort können aber die Entladung der Neurone und damit den Reaktionsablauf beeinflussen. Hier sind zu nennen: Irreversible Schädigung des Gewebes im Bereich der Spitze, Degeneration, Akkomodation, Summation, und bahnende oder hemmende Erregungen von anderen Stellen, die mit den Strukturen am Reizort funktionell verknüpft sind. Diese Faktoren ändern vielfach nur die Reizschwelle und damit die Latenzzeit

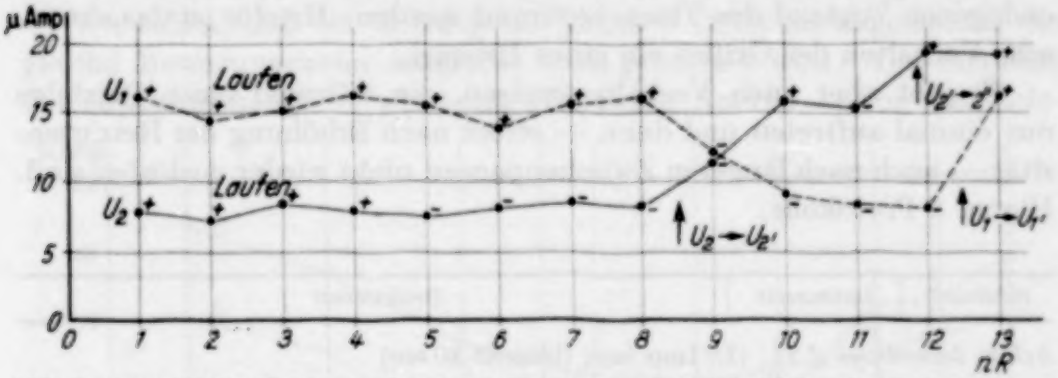


Abb. 9. Gestrichelte Kurve: Senkung der Stromstärke bei gleichbleibender Reizspannung (U_1) nach der 8. Reizung und Fehlen der Reaktionen (—) durch Änderung des Gesamtwiderstandes. Ausgezogene Kurve: Beispiel für eine Änderung der Reizschwelle nach der 4. Reizung bei gleichen Reizparametern. Pfeile geben den Zeitpunkt der Erhöhung der Reizspannung an. *nR* Reizfolgen

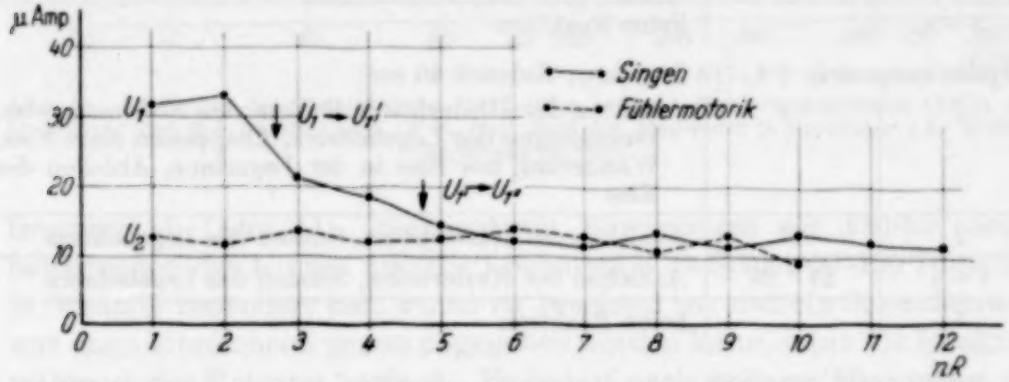


Abb. 10. Senkung der Reizschwelle für Singen bei wiederholter Reizung des gleichen Punktes (Pfeile). Die Schwelle für die Antennenmotorik ändert sich nicht. $U_1 + U_2$ Ausgangsspannungen

der Reaktion, sie können aber auch zu einem Reaktionsumschlag führen, z. B. von einer Aktivierung in eine Hemmung.

Abb. 9 zeigt 2 Kurven. Die gestrichelte Kurve demonstriert einen Fall, bei dem während einer Reizfolge durch Erhöhung des Widerstandes die Reizstromstärke abnahm. Das Tier konnte daher innerhalb der Reizzeit von 30 sec nicht mehr zum Laufen bewegt werden. Die ausgezogene Kurve gibt ein Beispiel für eine Änderung der Reizschwelle ohne Änderung der Reizgrößen und Übertragereigenschaften. Die Reaktion kann nach der 4. Reizung bei gleicher Reizspannung nicht mehr ausgelöst werden; die Schwelle ist also angestiegen. Abb. 10

demonstriert ein Beispiel, bei dem die Schwelle für Singen während einer Reizfolge deutlich abfällt (Pfeile), und jene für die gleichzeitig ausgelösten Fühlerbewegungen mehr oder weniger konstant bleibt. Dies deutet auf eine selektive Bahnung hin, während die Ursachen für die Schwellenerhöhung in Abb. 9 komplexerer Natur sein dürften.

Schwellenänderungen sind besonders bei jenen Reaktionen häufig zu beobachten, die in ihrem Einsatz auch von dem augenblicklichen endogenen Zustand des Tieres bestimmt werden. Hierfür ist das akustische Verhalten der Grillen ein gutes Beispiel.

Es gibt aber auch Verhaltensweisen, die während einer Reizfolge nur einmal auftreten und dann — selbst nach Erhöhung der Reizintensität — auch nach längeren Zwischenpausen nicht wieder auslösbar sind. Hierzu 2 Protokolle:

Reizfolge	Latenzzeit	Reaktionen
Acheta domesticus ♂ 77: (15 Imp./sec; Reizzeit 40 sec)		
1	18	Strecken des Abdomens, Senken der Subgenitalplatte, Auspressen der Spermatophore; Samenbehälter wird mit den Hinterbeinen herausgezogen und abgestreift
2	12	Strecken des Abdomens, Senkung der Subgenitalplatte
3—5	—	keine Reaktion
Gryllus campestris ♀ 4: (15 Imp./sec; Reizzeit 40 sec)		
1	8	Anziehen der Hinterbeine, Senken des Abdomenendes, Bewegungen des Legebohrers, Auspressen eines Eies, Wanderung des Eies in der Legerinne, Abfallen des Eies
2	22	Anziehen der Hinterbeine, Senken des Legebohrers
3 + 4	21 26	Anziehen der Hinterbeine, Senken des Legebohrers
5	—	keine Reaktion

Begattung und Eiablage benötigen jeweils eine bestimmte Reizkonstellation (Weibchen als Auslöser für Fall 1, Untergrund und „Legedrang" als Auslöser für Fall 2); es scheint ferner, daß beide Vorgänge durch Sinnesorgane und das endokrine System kontrolliert werden, und nach einem einmaligen Reizerfolg die Schwelle so enorm ansteigt, daß elektrische Reize innerhalb physiologisch tragbarer Grenzen nicht mehr wirken. Gleiches konnte HESS (1954) bei der Harn- und Kotabgabe der Katze beobachten. Auch hier kontrollieren periphere Systeme den Reaktionsablauf.

Die unterschiedliche Summation der Reizimpulswirkungen, Bahnung und Hemmung, Ermüdung und lokale Schädigungen sind neben den ständigen Erregbarkeitsschwankungen im ZNS, die durch Änderung endogener und peripherer Wirkungen zustande kommen, physiologische

Ursachen, welche die Wiederholbarkeit des gleichen Effektes beeinflussen. Ob solchen zentralen Schwellenverschiebungen Mechanismen zugrunde liegen, die mit den Adaptationsvorgängen der Sinneszellen zu vergleichen sind, bleibt solange unentschieden, bis die Vorgänge an den beteiligten Neuronen bekannt sind.

D. Frequenz, Intensität, Reizzeit und Reaktionsablauf

Wir sahen, daß bei Reizung des gleichen Ortes im allgemeinen die gleiche Bewegungsweise ausgelöst oder gehemmt wird. Die Schwelle der Reaktion hängt — wie beim peripheren Nerven — von der Reiz-

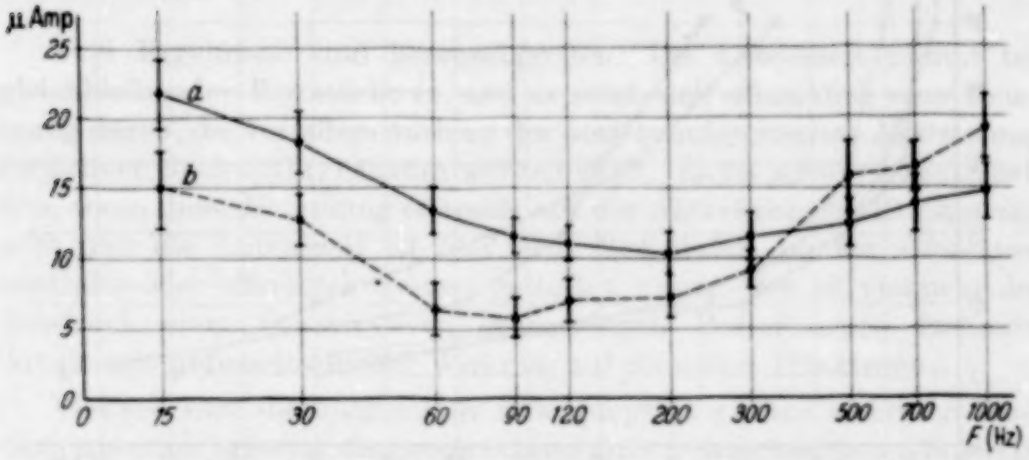


Abb. 11. Änderung der Reizschwelle für Laufen (*a*) und Fühlerbewegungen (*b*) in Abhängigkeit von der Reizfrequenz (*F* in *Hz*). Zahl der Meßwerte je Frequenz = 5. Weitere Erklärung im Text

frequenz ab (Abb. 11). Sie liegt für Bewegungen der Fühler, Drehbewegungen des Kopfes und die Lokomotion zwischen 60–150 Impulsen je Sekunde besonders tief, wobei zu beachten ist, daß ein Schwellenwert nur dann hinreichend genau angegeben werden kann, wenn die Reaktion während der Reizung beginnt. Es bedarf noch weiterer Messungen, um sagen zu können, ob verschiedene zentrale Neurone auf bestimmte Erregungsfrequenzen abgestimmt sind.

Zur Analyse des Bewegungsablaufes eignen sich niedere Reizfrequenzen besonders gut. Die Reaktion kommt langsam in Gang, und es können Bewegungsakte erkannt werden, die dem Reiztakt folgen (phasisches Verhalten) und solche, die im gesamten geprüften Frequenzbereich in einer eigenen Rhythmik in Gang kommen (vgl. Huber 1959.)

Der Kurvenverlauf in Abb. 12 zeigt die Änderung der Latenzzeit für Kopfwenden und Laufen als Funktion der Reizstärke. Bei einfachen Bewegungen erhält man Kurvenscharen, die in einem mittleren Bereich einer Hyperbel angenähert werden können (vgl. v. Holst 1960). Es tritt also eine ähnliche Beziehung zwischen Reizzeit und Spannung auf, wie sie beim peripheren Nerven ermittelt wurde. Jede Reaktion besitzt

außerdem eine Mindestreizzeit (Nutzzeit), die einerseits vom Hirnpunkt und andererseits vom Typ der Bewegung abhängt. Für Laufen wurde bei der Reizung im Zentralkörper eine Nutzzeit von 0,4 sec im Mittel gemessen. Man darf aber die am peripheren Nerven gefundenen Gesetzmäßigkeiten nicht bedingungslos auf das Zentralorgan übertragen. Zwei Befunde schränken die Aussagen ein: a) Die Schwelle einer Reaktion läßt sich nur dann hinreichend genau ermitteln, wenn das Tier die Bewegung während der Reizung beginnt. b) Wie schon HESS (1954)

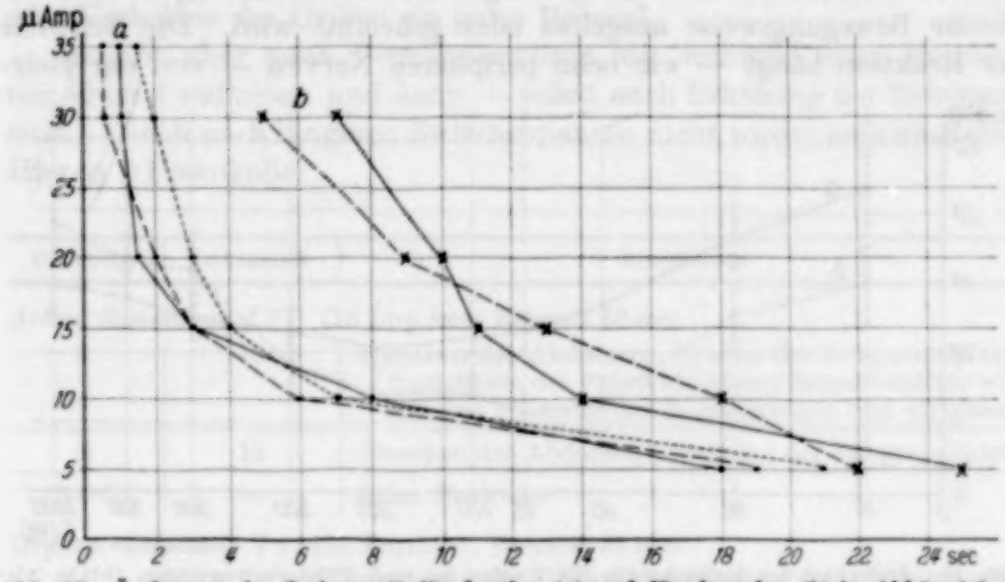


Abb. 12. Änderung der Latenzzeit für Laufen (*a*) und Kopfwenden (*b*) in Abhängigkeit von der Stromstärke. Meßpunkte sind Einzelwerte der 3 bzw. 2 Meßreihen. —— 1., — — — 2., ···· 3. Meßreihe

betont, ändern sich bei vielen vornehmlich komplexen Verhaltensweisen die Reizschwellen von Versuch zu Versuch, und die Latenzzeiten variieren.

Die Schnelligkeit oder Trägheit der Antwort wird häufig für die Zuordnung des Reizpunktes zu afferenten, zentralen oder efferenten Stellen des Funktionssystems herangezogen. Bei trägen Reaktionen, die meist dem komplexen Typ angehören, fordert man mehrere, zwischen Reizort und Effektor geschaltete Synapsen und Systeme mit unterschiedlicher Summation und Abklingzeit und spricht von einer Reizung in afferenten oder zentralen Arealen. Solche Angaben sind aber nur dann hinreichend gesichert, wenn der anatomische Aufbau und die Wege der Erregungsausbreitung bekannt sind. Bei einer lokalen Reizung im ZNS können auch andere in der Nachbarschaft des Reizortes liegende Neuronengruppen gleichzeitig oder mit Verzögerung antworten. Ihr peripherer Effekt muß nicht oder nicht sofort in Erscheinung treten. Diese Areale können aber den Zeitverlauf der beobachteten Reaktion deutlich ändern. Hierzu ein Protokoll:

Reiz-folge	F	I	RZ	LZ	Reizeffekte	Nacheffekte
1.	15	5	40	12	Fühlerbewegung, Laufen	Abklingen
2.	15	5	40	11	Fühlerbewegung, Laufen	Abklingen
3.	15	5	40	19	Fühlerbewegung	Abklingen, Laufen
4.	15	5	40	23	Hemmung von Fühlerbewegung und Laufen	poststimulatorische Steigerung der gleichen Bewegungsweisen

F = Impulse je Sekunde; I = Strom in μAmp; RZ und LZ = Reiz- und Latenzzeit in Sekunden; Pause zwischen den Versuchen = 3 min.

Zwei Ergebnisse sind herauszugreifen: Die Latenzzeit nimmt bei gleichbleibender Reizstärke zu, und es setzt sich allmählich eine Hemmung durch, die vor allem auch an der poststimulatorischen Aktivierung (negativer Nacheffekt) erkannt werden kann. Es ist schwer zu entscheiden, wann diese Hemmung erstmals mit der Aktivierung in Konkurrenz tritt, und die Latenzzeit ist hier kein Maß dafür, ob ein afferentes, zentrales oder efferentes System getroffen wurde. Sie ist vielmehr der Ausdruck einer quantitativen gegenseitigen Beeinflussung mehrerer Areale mit unterschiedlicher Wirkung auf dieselben Effektoren.

Vielfach sind die ausgelösten Bewegungsweisen aus mehreren Gliedern zusammengesetzt, die entsprechend ihrer unterschiedlichen Schwelle in einer bestimmten zeitlichen Folge zum Einsatz kommen. Bei kurzen Reizzeiten zeigt das Tier nur Bruchstücke der Handlung (Hess 1954; v. Holst 1957, 1960). Das beste Beispiel bei den Grillen ist die Aufeinanderfolge von Atmungssteigerung, Fühler- und Kopfbewegungen, Laufen und Springen.

E. Nacheffekte bei zentraler Reizung

Nach der Reizung peripherer efferenter Nerven und Fasern hört die Entladung unmittelbar auf, zentral ausgelöste Reaktionen klingen dagegen in der Regel langsam ab. Es wird der induzierte Entladungszustand im ZNS über längere Zeit aufrechterhalten. So stellte z. B. ein Grillenmännchen seinen Gesang nach der 4. Reizfolge erst 30 min später ein. In der poststimulatorischen Phase klingt die Reaktion in der Regel nicht monoton ab, es treten vielmehr polyphasische Nacheffekte auf (Huber 1960). Wird das Tier bei der Reizung plötzlich in den Zustand gesteigerter Erregbarkeit übergeführt, so folgt nachher eine Phase verminderter (negativer Nacheffekt) und dann eine solche erhöhter Aktivität (positiver Nacheffekt). Das System zeigt eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte Oszillation in der Erregbarkeit, die in den Nacheffekten zum Ausdruck kommt. Dazu ein Protokoll:

Acheta domesticus ♂ 52			Versabstand
Reizbeginn	→ nach 14 sec →	Aufstellen der Fühler, Singen	0,36—0,4 sec
Reizende	→ nach 3 sec →	Einstellen der Singbewegung	—
	→ nach 25 sec →	Singen (positiver Nacheffekt)	0,29—0,38 sec
	→ nach 260 sec →	Einstellen des Singens	—

Ähnlich verhält sich das Tier auch nach der Hemmung einer Bewegung. Auf sie folgt eine deutliche und meist über das normale Maß hinausgehende Aktivierung (= negativer Nacheffekt, Abb. 13), dann eine Periode verminderter spontaner Tätigkeit und herabgesetzter Reaktivität. Die Grille kann also das während einer Reizung gestörte

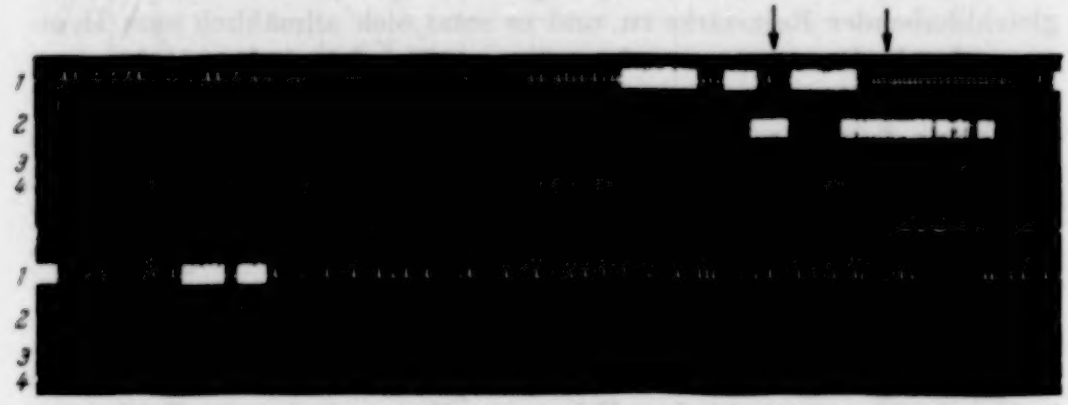


Abb. 13. Kymogramm zur Demonstration des negativen Nacheffektes nach einer induzierten Hemmung und zur Veranschaulichung der Konkurrenz von Laufen und Singen (Pfeile). *1* Aufzeichnung der Atmung und des Laufens (weiße Blöcke); *2* Singen; *3* Reizung; *4* Zeitmarken im Abstand von 1 sec. Fortlaufende Registrierung

oder verstellte zentrale Gleichgewicht nach Reizende nicht augenblicklich auf den alten Zustand zurückstellen. Die Reizung wirkt in den einzelnen erregten Systemen verschieden lange nach, wobei die Nacheffekte Ausdruck der Nachentladungen der Neurone sein können (vgl. BULLOCK 1957).

F. Die Konkurrenz bei zentraler Reizung

Bei der Reizung im ZNS treten nicht nur Reaktionen auf, die sich in das normale Bewegungsinventar der Art einordnen lassen, sondern auch Bewegungsvorgänge, die normalerweise nicht zueinander gehören. Solche sind z. B. Putzen und Wendebewegungen, Laufen und Singen u. a. In ihnen steckt ein zentrales Problem, das sich jedem stellt, der Verhaltensweisen durch Reizung im Nervensystem darstellen will. Es ist nicht verwunderlich, daß die Tiere (Säuger, Vögel, Insekten) auf den inadäquaten elektrischen Reiz reagieren, aber es ist höchst erstaunlich, daß in der Mehrzahl geordnete und koordinierte

Bewegungsmuster auftreten. Dafür scheint mir nicht allein der Ort verantwortlich zu sein, der durch bestimmte Verbindungen mit untergeordneten Systemen eine Erregungsauswahl möglich macht; es wird vielmehr eine zentralnervöse Ordnung sichtbar, die eine Auswahl innerhalb mehrerer möglicher Reaktionen vornimmt. Diese Auswahl besteht in der Aktivierung einer bestimmten und in der Hemmung aller übrigen Reaktionen. In dieser Auswahlhemmung sieht JUNG (1953) mit Recht das Wesen zentralnervöser Koordination.

Bei den Grillen bestehen zwischen nicht zueinandergehörenden Bewegungsweisen folgende Beziehungen:

a) Vollständige Unterdrückung einer von zwei nicht miteinander kombinierbaren Reaktionen: Laufen und Singen (Abb. 13, Pfeile).

b) Abwechselnde Aktivierung und Hemmung einer von mehreren miteinander kombinierbaren Bewegungsweisen: Fühlerputzen und Singen.

c) Überlagerung von Bewegungen: Kopfwenden und Putzen.

d) Plötzliches Auftreten oder Durchbrechen einer neuen Reaktion in Konfliktsituationen: Sprung aus dem Stande bei abwechselndem Vorwärts- und Rückwärtslauf.

Bei Laufen und Singen kann die Auswahl möglicherweise bereits in den motorischen Zentren des Thorax vorgenommen werden, da für beide Vorgänge zum Teil die gleichen Muskeln verwendet werden. Wie im Freiland Zirpen und Ortsbewegung niemals gleichzeitig in voller Stärke auftreten (ALEXANDER 1960), so ist auch im Reizexperiment diese gegenseitige Hemmung deutlich festzustellen. Für die anderen Fälle sind weder Ort noch Mechanismus der Auswahl bekannt.

Eine der Ursachen für das Auftreten von Mischreaktionen liegt wohl darin, daß der Reizort Elemente enthält, die verschiedenen *gleichwertige* Systeme steuern. In kaudalen Hirngebieten, die bereits verarbeitete Erregungen zum Bauchmark übertragen, treten solche Effekte gehäuft auf, weil hier die Elektrode Faserbündel erregt, die eng beisammenliegen und zu verschiedenen motorischen Zentren des Bauchmarks ziehen. Im Laufe der Reizung kann sich ein System mehr oder weniger stark durchsetzen, sei es durch Hemmung des anderen oder allein durch rascheres Ansprechen. Bei der nächsten Reizung kann das Ergebnis bereits wieder anders sein, d. h. die Erregungszustände müssen sich in einzelnen Systemen nicht gleichsinnig verschieben. Inwieweit bei allen diesen Reaktionen auch periphere Rückkoppelungssysteme mitspielen, bedarf noch der Klärung.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Die nervösen Elemente im ZNS antworten auf den elektrischen Reiz und auf Veränderungen einzelner Reizparameter in vielen Punkten ähnlich wie die peripheren Nerven. Eine völlige Übereinstimmung *kann nicht erwartet werden*, da die Strukturen zu komplex und die gegenseitigen Verknüpfungen zu mannigfaltig sind. Jede Reaktion hat daher einen beträchtlichen Spielraum im zeitlichen Ablauf, da durch zentrale Erregungsschwankungen und durch modulierende Impulse von Sinnesorganen nahezu niemals ein gleicher Ausgangszustand bei Reizbeginn vorliegt, den man aber bei völliger Übereinstimmung in quantitativer Hinsicht fordern müßte.

Lokomotion und Drehtendenz

Laufen, Springen und Fliegen sind die Formen der Ortsbewegung bei den Orthopteren. Die Feldgrille ist zwar fluguntauglich, dennoch führt auch sie nach dem Abheben der Tarsen von der Unterlage (FRAENKEL 1932) mit den Elythren Flugbewegungen aus, während die Hinterflügel auf dem Körper liegenbleiben. Die Hausgrille kann nach einem Sprung einige Meter fliegen; dabei schwingen Vorder- und Hinterflügel nahezu synchron.

A. Bekanntes über die nervösen Grundlagen der Fortbewegung

Die Orthopteren sind seit langer Zeit beliebte Objekte zum Studium der Koordination der Lauf- und Flugbewegung (TEN CATE 1931; v. HOLST 1935; HUGHES 1952, 1957; ROEDER 1937, 1953; PRINGLE 1938—1940, 1957; WEIS FOGH 1956). Eingriffe am Bauchmark, Wegnahme eines oder mehrerer Beine und elektrophysiologische Untersuchungen an Beinnerven und Propriorezeptoren im Bereich der Beingelenke zeigten, daß der Gangrhythmus durch die Zusammenarbeit der Thorakalganglien untereinander und mit propriorezeptiven Sinnesorganen in den Gelenken zustande kommt. Jedes Ganglion erhält in jedem Augenblick die Information über die Stellung, die Belastung der Extremität und vermutlich auch über die Geschwindigkeit und Bewegungsrichtung. ZNS, Effektoren und Propriorezeptoren bilden ein Regelsystem, dessen Arbeitsweise noch zu wenig untersucht ist.

Die Kopfganglien bestimmen den Einsatz und die Dauer der Ortsbewegung, und sie geben zusammen mit den Kopfsinnesorganen die Richtung an, in der das Tier laufen soll. Gehirn und USG arbeiten bei den Grillen vorwiegend als Antagonisten (HUBER 1955, 1959). Nach dem Ausfall des Gehirnes laufen die Tiere langsam aber unentwegt, der Tonus in den Flexormuskeln der Extremitäten steigt vorübergehend an, und der Körper wird von der Unterlage abgehoben. Es fällt demnach eine ständig vom Gehirn auf die anderen Ganglien ausgeübte Hemmung weg (vgl. auch ROEDER 1937). Die Reizschwellen für Springen und Fliegen steigen nach diesem Eingriff geringfügig an.

Nach Halbieren des Gehirnes heben die Grillen — ähnlich wie *Mantis* — den Kopf an, was auf einen Tonusanstieg in der dorsalen Nackenmuskulatur hinweist. Der Körper wird wiederum von der Unterlage abgehoben, aber die Laufbewegung nach einer anfänglichen Steigerung deutlich gedämpft. Die Tiere sind nicht mehr fähig, Hindernissen auszuweichen, obgleich die Motorik und Sensorik der Fühler erhalten bleibt. Weitere Einzelheiten sind bei HUBER (1959) nachzulesen.

Nach einseitiger Ausschaltung des Gehirnes — es genügt bereits die Exstirpation einer protocerebralen Hälfte — oder nach Durchtrennung eines Schlundkonnektivs, beschreiben die Tiere Kreise zur intakten Seite. Der Durchmesser ändert sich kaum, und in der Regel kann diese Drehbewegung nicht mehr kompensiert werden. Die einseitige Ausschaltung der Komplexaugen, der Ocellen oder Antennen hat *keinen* Einfluß auf die Seitentendenz.

Erst nach dem Ausfall des USG bricht die Laufbewegung zusammen. Die Reizschwelle für Springen und Fliegen fällt dagegen enorm ab. Bei stärkerer chemischer oder thermischer Reizung größerer Körperpartien läuft das Tier wenige Schritte. Man kann dann sehen, daß die Beine eines Segmentes alternierend bewegt werden und die 3 Beinpaare den angeborenen Gangrhythmus annähernd beibehalten.

Diese Befunde stimmen im wesentlichen mit den Ergebnissen anderer Untersucher bei anderen Orthopteren überein. Hier wie dort greifen die Kopfganglien *nicht* in die *Koordination* der Beinmuskeln ein, sie kontrollieren aber den Erregungszustand der thorakalen motorischen Zentren. Wenn dies zutrifft, so muß es möglich sein, durch lokale Reizung in den Kopfganglien diese Kontrollstellen zu lokalisieren und ihre Arbeitsweise aufzuklären. Andererseits ist auch die Frage zu beantworten, wie die Laufrichtung gesteuert wird.

B. Ergebnisse der Hirnreizung

I. Aktivierung der Lokomotion

Zahlreiche Stellen im ersten Hirnabschnitt der Grillen induzieren bei der Reizung Lokomotionsbewegungen. Die Tiere heben den Kopf,

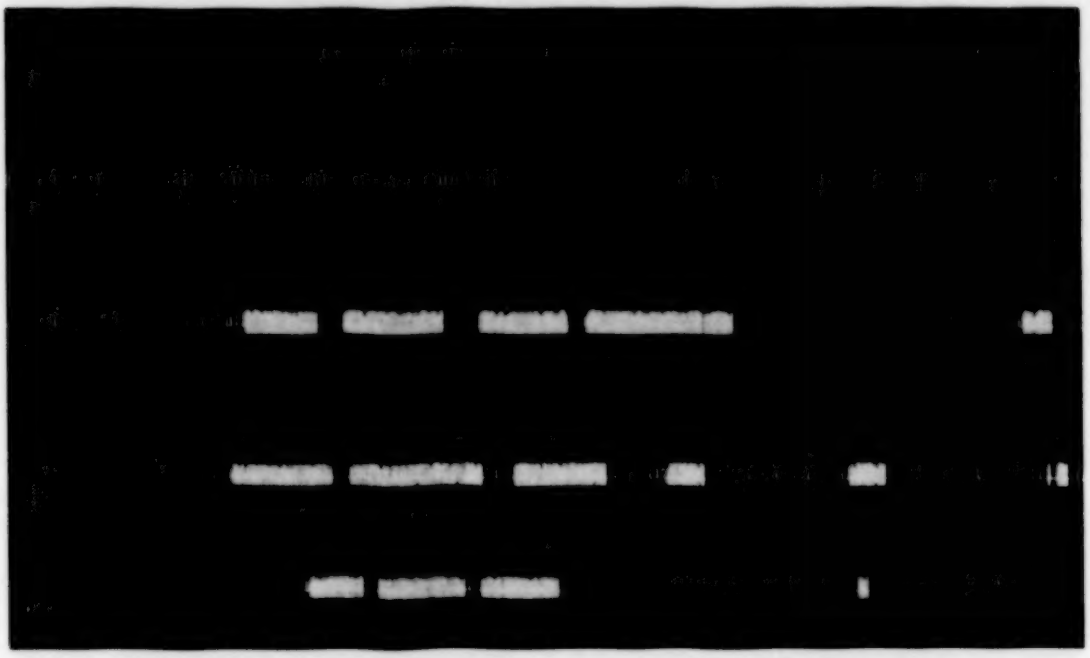


Abb. 14. Steigerung der motorischen Tätigkeit während der Reizung des gleichen Hirngebietes mit zunehmender Reizstärke. a + b Atmungssteigerung (5 + 8 μAmp); c—e Atmungssteigerung, Fühlerbewegungen und Laufen mit Nacheffekten (10, 14, 18μAmp). Zeitmarkenabstand 5 sec

tasten mit den Antennen in den leeren Raum, prüfen mit den Maxillar- und Labialpalpen die Unterlage, laufen und beschließen die Ortsbewegung mit einem Sprung oder seltener mit einer Flugbewegung. Es handelt sich stets um wohlgeordnete Bewegungsmuster, die Teile des Grillenverhaltens darstellen (Abb. 14).

Die von den verschiedenen Hirnstellen angeregten „gleichartigen" Reaktionen unterscheiden sich in der Latenzzeit, in der Aufeinanderfolge der Teilbewegungen, in der Drehtendenz, welche sich der Lokomotion überlagern kann, und in den Abklingvorgängen. Sprung und

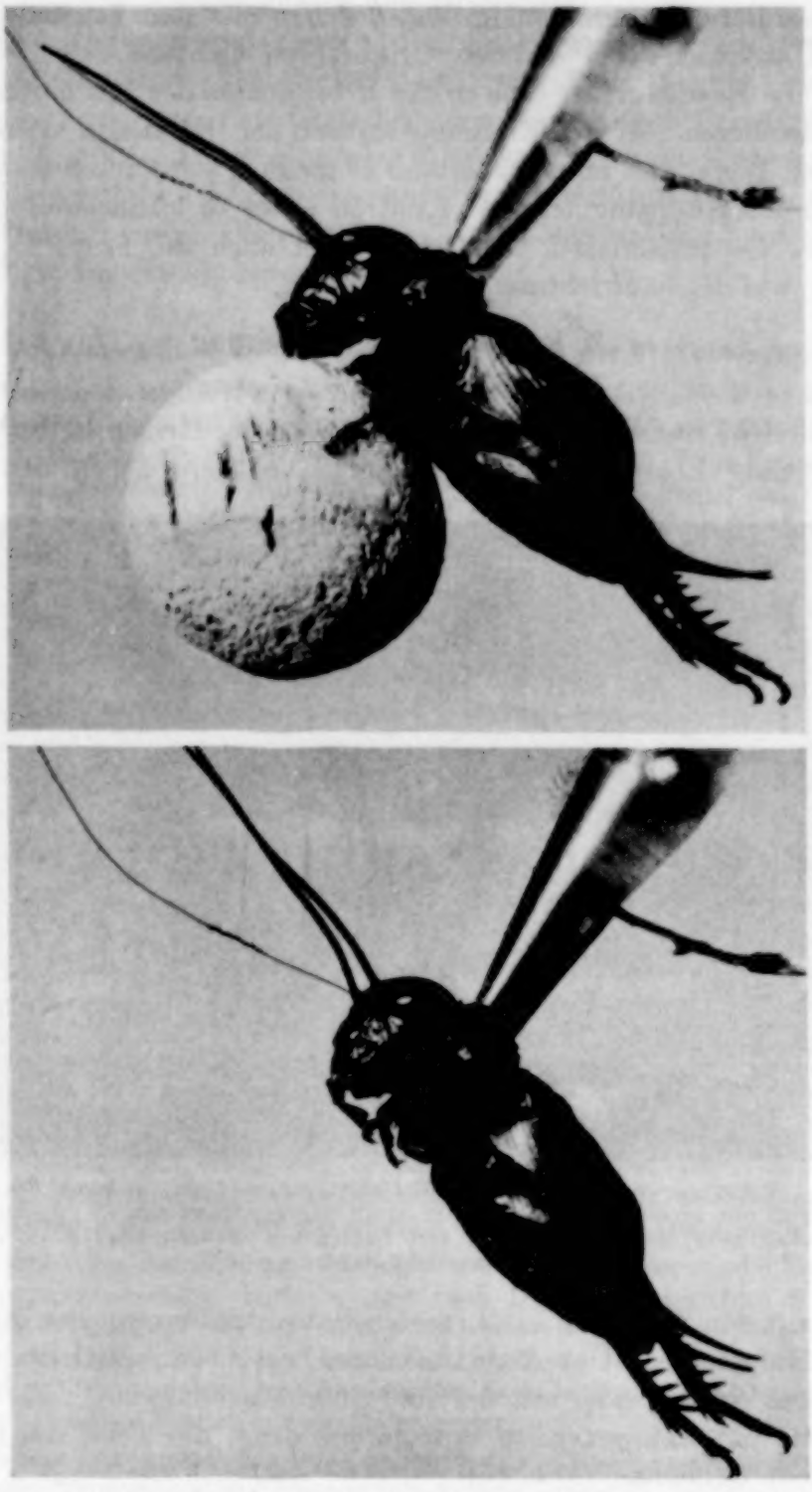


Abb. 15. Grillenmännchen bei (a) und nach (b) der Einnahme der Flugstellung während der Reizung

Flug sind meist mit der Laufbewegung gekoppelt, wobei ihr Einsatz von dem erzielten Lauftempo abhängt. Dies stimmt mit den Beob-

achtungen im Freiland überein. Grillen springen nur selten aus dem Stand weg, dem Sprung geht meist eine kurze, sehr schnelle Laufbewegung voraus. Vom Gehirn kann aber auch unmittelbar der Befehl zum Springen an die motorischen Stellen des 3. Thorakalganglions gegeben werden. In diesem Falle zieht das Tier bei der Reizung die Hinterbeine gleichzeitig an, verankert die beweglichen Enddornen der Schienen im Korkball und springt ab, wobei der Ball nach hinten unten abgeschleudert wird. Normalerweise folgt nun die Flugbewegung. Diese ist dann nicht das unmittelbare Ergebnis der Reizung, sondern die Folge einer Reihe vorausgehender Bewegungsakte, die das Tier von der Unterlage befreien und reflektorisch den Flug auslösen (Fraenkel 1932). Wiederum gibt es einige Beispiele, die uns zeigen, daß auch die Flugbewegung ohne den Tarsenreflex angeregt werden kann (Abb. 15). Hier zieht die Grille nach Reizbeginn die Vorder- und Mittelbeine an den Körper an und streckt die Sprungbeine; dabei kann der Ball abfallen. Das Tier nimmt also noch vor dem Flug die für viele Orthopteren kennzeichnende Flughaltung ein, breitet erst dann die Elytren aus und fliegt. Dieses Verhalten ist in der Natur nicht realisiert. Stroboskopische Messungen haben ergeben, daß die Schlagfrequenz der Elytren zwischen 25 und 40 Bewegungen je Sekunde schwankt und mit der Frequenz der Singbewegung gut übereinstimmt. Mit anderen Worten: Feldgrillenmännchen „fliegen" nicht schneller als sie „singen". Dies deutet unter anderem auf die enge Verwandtschaft der beiden Bewegungsweisen hin (Faber 1953; Jacobs 1953).

II. Hemmung der Lokomotion

Roeder (1937) hat durch Ausschaltversuche im Gehirn von *Mantis religiosa* festgestellt, daß nach der Elimination der protocerebralen Ganglien die Lokomotionsaktivität der Tiere beträchtlich ansteigt. Bei den Grillen und der Heuschrecke *Gomphocerus rufus* habe ich die gleichen Ergebnisse erzielt und dabei als die wichtigsten Hemmungsareale des Gehirnes die Pilzkörper lokalisiert (Huber 1955, 1959).

Die Reizung erbrachte den direkten Nachweis einer Hemmung der Motorik durch übergeordnete Hirnstellen (Abb. 16). Schon bei sehr geringen Reizstärken stellten die Tiere die Atmung ein (Huber 1960), hörten zu laufen und manchmal auch zu zirpen auf. Bei einer Berührung der Sinneshaare auf den Analcerci wehren die Grillen sofort mit den Sprungbeinen ab und laufen einige Schritte. Auch diese Reaktion unterblieb während der Reizung bestimmter Hirnbezirke. Nach einer Hemmung folgte als Nacheffekt regelmäßig gesteigerte Bewegung der Antennen und Palpen, Laufen und seltener Putzen oder Zirpen. Nur in einzelnen Fällen — dort aber reproduzierbar — konnte eine bestimmte Bewegungsweise selektiv gehemmt werden (Huber 1960a, b).

III. Lokomotion und Verhalten

Die Ortsbewegung der Grille ist stets Bestandteil eines komplexen Orientierungs- und Verhaltensablaufes. Sie ist ein Element der Flucht, der Inspektion vor der Erdhöhle, des Angriffes, Bestandteil der Nahrungssuche und des Höhlenbaues, des Werbe- und Nachbalzverhaltens. Bei der Flucht oder beim Angriff läuft das Tier sehr schnell und ruckweise, hebt den Körper weit von der Unterlage ab und legt zwischen die einzelnen Laufphasen Sprünge ein. Bei der Nahrungssuche und der Bautätigkeit schreitet es langsam voran oder rückwärts,

Abb. 16. Lokomotionshemmung während der Reizung und poststimulatorische Aktivität. a—c Versuche am gleichen Tier mit veränderter Reizzeit und ansteigender Reizintensität. *a* 7, *b* 12, *c* 15 μAmp. Zeitmarkenabstand bei a + b 1 sec, bei *c* 5 sec. Reizort: Pilzkörper

prüft mit Antennen und Palpen die Unterlage und hält inne, sobald es auf Nahrung gestoßen ist oder Erdklumpen zu entfernen hat. In diese Kategorie von Bewegungen gehört auch die Patrouille vor dem Locheingang (vgl. auch ALEXANDER 1960).

Die Frage, wie weit die ausgelösten Ortsbewegungen einer der beiden Verhaltenssituationen angehören, habe ich geprüft. Es wurden dazu Intensität, Latenzzeit und Koppelung mit Fühler-, Palpen- und Kopfbewegungen registriert und den Tieren Futter geboten. Dazu war ein Stückchen Bananenfruchtfleisch auf den Korkball geklebt.

Einige Tiere überliefen während der Hirnreizung das Futter und hielten auch dann nicht an, wenn die vorgestreckten und vibrierenden Palpen mit der Nahrung in Kontakt gekommen waren. Das Laufen setzte nach kurzer Latenzzeit ein, es wurde mehrfach durch Sprünge unterbrochen und man darf daher diese Reaktion als fluchtähnlich bezeichnen.

Andere Tiere reagierten völlig anders. Hier war die Ortsbewegung stets mit orientierenden Bewegungen der Fühler und Palpen gekoppelt. Sie kam sehr träge in Gang, das Tier bewegte sich langsam vorwärts, schaltete Pausen ein und prüfte mit Antennen und Mundgliedmaßen die Unterlage. Nach dem Auffinden der Nahrung blieb es stehen und fraß. Diese Reaktion zeigt besonders deutlich, daß ein völlig inadäquater Reiz ein natürliches Verhalten auslösen kann und auch während der Reizung spezifische Afferenzen auf den gesamten Bewegungsablauf Einfluß nehmen. Diese Suchbewegung spricht zusammen mit der Nahrungsaufnahme für eine Aktivierung des Freßtriebes, dessen physiologische Grundlage freilich noch unbekannt ist. Bei wiederholter Reizung des gleichen Hirnareals trat zwar die gleiche Reaktion auf, die Grille hielt aber für immer kürzere Zeit an der Nahrungsquelle an. Schließlich wurde die Freßbewegung eingestellt, ein Zeichen, daß mit zunehmender Sättigung die Schwelle für einen Teil des Reaktionsablaufes angehoben wurde.

IV. Drehtendenz beim Laufen

Vorwiegend bei der Reizung in lateralen Hirngebieten konnte eine Richtungsabweichung beim Laufen beobachtet werden. Man kann 2 Gruppen unterscheiden:

a) Die Grille behält während des mehrstündigen Versuches bei der Reizung die einmal gewählte Drehrichtung bei und antwortet bei Erhöhung der Reizstärke mit einer Zunahme des Drehwinkels bis zur Rotation auf der Stelle.

b) Die Grille wechselt die Laufrichtung mehrfach.

Diese Drehbewegung wird regelmäßig durch Wenden eines oder beider Fühler eingeleitet; die Antennen deuten die Richtung an, die das Tier einschlagen wird. Noch vor dem Einsetzen der Bewegung wird das der Drehrichtung zugekehrte Vorderbein stärker an den Körper angezogen und nach vorne gestellt, das Gegenbein vom Körper abgespreizt und nach hinten gebracht. Mit zunehmender Laufgeschwindigkeit nimmt die Abweichung ab und nach Reizende dreht sich das Tier langsam in die Ausgangslage zurück. Nach einer starken Drehbewegung erreicht es diese Lage erst nach einer kurzfristigen Abweichung zur Gegenseite, die ebenfalls durch die Fühler angedeutet wird.

C. Topographische Gesichtspunkte

I. Anatomische Vorbemerkungen

Das Grillengehirn umfaßt 3 Abschnitte: Proto-, Deuto- und Tritocerebrum. Es ist von einer zweischichtigen Hülle umgeben. Die Zellkörper der zahlreichen Neurone verteilen sich peripher dicht unter dem Perineurium; sie sind aufgelockert oder zu Gruppen (= Kernen) zusammengefaßt. Ihre Fasern bilden zusammen mit

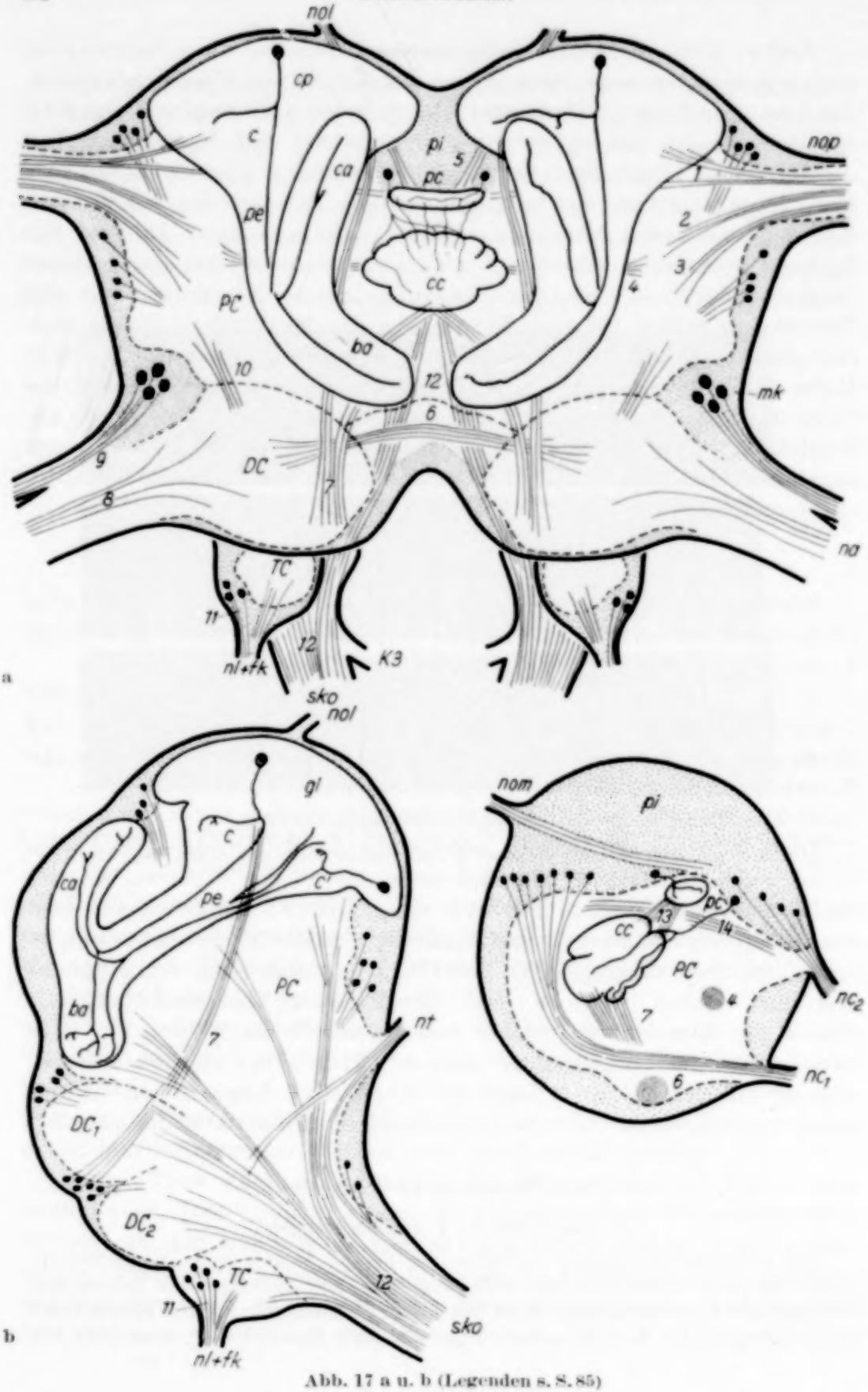


Abb. 17 a u. b (Legenden s. S. 85)

den Endverzweigungen der Hirnnerven (Abb. 17a und b) die Hirnbahnen und das dichte Fasernetzwerk, das Neuropilem. In diesem Hirnteil treten die Nervenzellen miteinander in synaptischen Kontakt.

Der vom dritten optischen Ganglion kommende Augennerv tritt dorsolateral in das Protocerebrum ein. Dort zweigt er sich im Neuropilem jeder Protocerebralhälfte (= zentrale optische Region) in 3 Bündel auf. Eines (*1*) endet im Becher des gleichseitigen Pilzkörpers und gibt Fasern zur Brücke ab (*1'*); die anderen fächern sich im Neuropilem auf und konnten nicht weiter verfolgt werden (*2*, *3*). Aus der zentralen optischen Region entspringt die Sehkommissur, welche die optischen Ganglien beider Seiten koppelt (*4*). Kaudal zieht ein Faserzug zum gleichseitigen Schlundkonnektiv und stellt eine Verbindung des Auges zum Bauchmark her (vgl. Burtt und Catton 1959). Ein weiteres Bündel zieht zum Deutocerebrum.

Die Ocellennerven enden in zahlreichen kurzen Ausläufern im Gebiet der Brücke (*5*). Dort liegen auch die Zellkörper zweier zu den endokrinen Drüsen C. cardiacum und allatum) ziehender Nerven.

Im Protocerebrum kann man weiterhin 3 Systeme von Zwischenneuronen anatomisch nachweisen: die paarigen und symmetrisch gebauten *Pilzkörper* (Corpora pedunculata), den unpaaren und in mehrere Lappen unterteilten *Zentralkörper* (Abb. 18) und die ebenfalls unpaare am unteren Rand der Pars intercerebralis liegende hufeisenförmige *Brücke*. Gemeinsam ist diesen Systemen, daß die Fasern der Neurone das Gehirn nicht verlassen und mit zahlreichen afferenten und efferenten Bahnen Synapsen bilden.

Die Pilzkörper stellen einen Komplex unipolarer Ganglienzellen dar; die äußerst kleinen Zellkörper sind zu Reihen angeordnet und geben 3 Fasern ab. Ein Dendrit verzweigt sich im Becher und tritt hier in Verbindung mit optischen und antennalen Afferenzen, der Neurit durchzieht den Pedunculus und zweigt sich dann in 2 Fasern auf, die im Balken und im Cauliculus enden. Im Bereich des Balken synaptieren die Fasern mit Neuronen des Bauchmarks und des Zentralkörpers; die beiden Cauliculi stehen mit Zellen der Pars in Verbindung.

Die Ganglienzellen des Fasernetzwerkes von Brücke und Zentralkörper liegen am unteren Rande der Pars intercerebralis, und beide Systeme stehen durch zahlreiche Fasern in Verbindung, der Zentralkörper außerdem mit der optischen und antennalen Region.

In den zweiten Hirnabschnitt treten seitlich die mächtigen sensorischen Antennennerven ein. Ihre Ausläufer enden in zahlreichen Glomeruli (Abb. 19). Dorsolateral liegen die großen Motoneurone für die 4 Fühlermuskeln und im kaudalen Bereich enden Fasern der sensorischen Kopfhautnerven, die Impulse von den Tastsinnesorganen im Bereich der Stirn und der Wangen zum Deutocerebrum und zum Teil direkt zum Bauchmark übertragen. Diese Nerven enthalten auch Fasern der Strömungssinnesorgane an der Stirnfläche, deren Reizung (Anblasen) bei Heuschrecken und Grillen den Flug auslösen kann (Weis Fogh 1949). Beide Hälften

Abb. 17. Schematisierte Frontal- (a) und Sagittalschnitte (b) durch das Grillengehirn Punktiert = Gebiete der Nervenzellen; weiß = Neuropilem; gestrichelt = Bahnen; *PC* Protocerebrum; *DC* Deutocerebrum mit den beiden Lappen (DC_{1+2}); *TC* Tritocerebrum; Nerven: *na* Antennennerv; nc_{1+3} Nerven zu den endokrinen Drüsen; *nol* seitliche und *nom* mittlere Stirnaugennerven; *nop* Augennerv; *nl + fk* Oberlippennerv und Frontalkonnektiv; *sko* Schlundkonnektiv; k_3 Tritocerebralkommissur; Pilzkörper (*cp*): *gl* Region der Globuli-zellen; *c* und *c'* Region des Bechers und Halbbechers; *pe* Pedunculus; *ca* Cauliculus; *ba* Balken; *cc* Zentralkörper; *pc* Brücke; *pi* Pars intercerebralis; *mk* motorischer Kern der Antennen. Bahnen: *1—3* optische Bahnen; *4* Sehkommissur; *5* Ocellenbahn; *6* Antennenkommissur; *7* Tractus olfactorio-globularis; *8* sensorischer und *9* motorischer Antennennerv; *10* Bahn zwischen Proto- und Deutocerebrum; *11* motorischer Nerv zur Oberlippe; *12* absteigende und aufsteigende Bahnen; *13* Fasern zwischen Brücke und Zentralkörper; *14* Bahn zwischen frontalen und kaudalen Regionen des Protocerebrums; *nl* Nervus tegumentarius

des Deutocerebrums werden durch die Antennenkommissur verbunden (*6*); die Ganglienzellen der Kommissur liegen teils dorsal und teils ventral im 2. Hirnabschnitt. Für die Erregungsübertragung zum Protocerebrum ist ein besonderer,

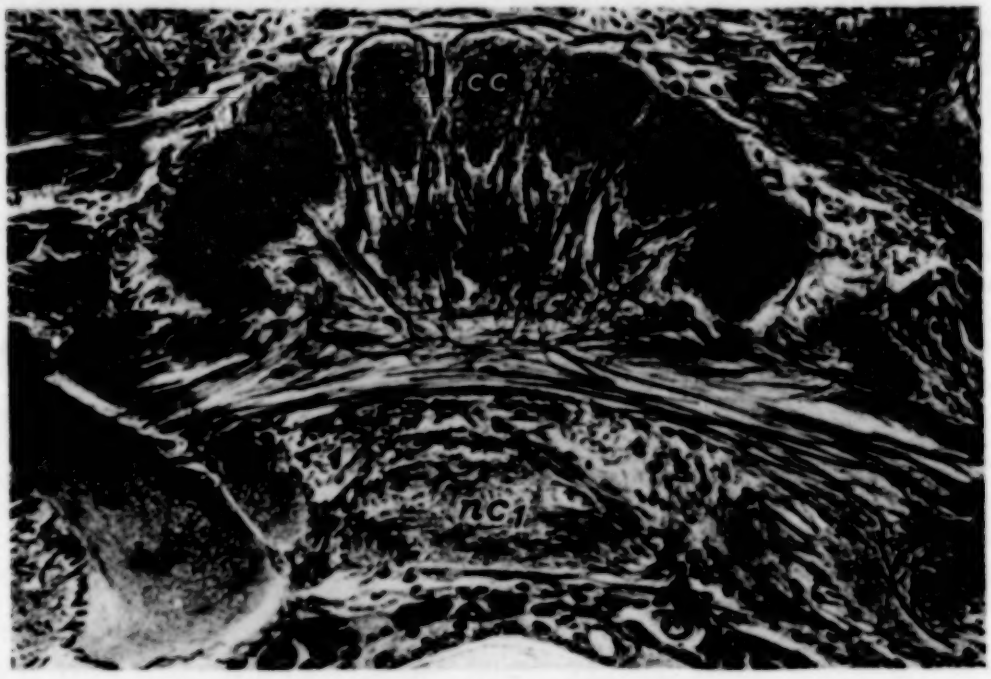


Abb. 18. Frontalschnitt durch den Zentralkörper (*cc*) der Grille zur Orientierung über den Aufbau und den Faserverlauf. nc_1 Querschnitt durch den Nervus corporis cardiaci I; *ba* Balken des rechten Pilzkörpers; *7* einstrahlende Fasern des Tractus olfactorio-globularis. Färbung: Bodian

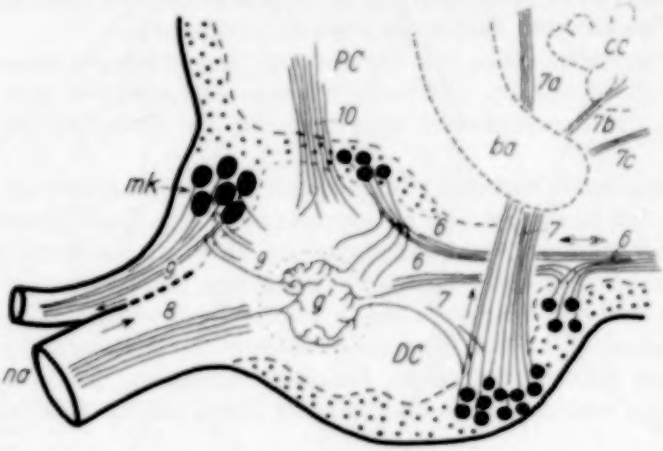


Abb. 19. Schematisierter Frontalschnitt durch die rechte Deutocerebralhälfte. *PC* Randgebiete des Protocerebrums; *DC* frontaler sensorischer Lappen im Deutocerebrum mit Glomeruli (*g'*); weitere Zeichenerklärung s. Abb. 17; Pfeile geben die Richtungen der Erregungsausbreitung an

allen Orthopteren eigener Faserzug, der *Tractus olfactorio-globularis* (HANSTRÖM 1928, 1940) ausgebildet (*7*). Die Zellen liegen in einer Gruppe ventral im Deutocerebrum und die Neuriten ziehen zu den Bechern beider Pilzkörper und zum Neuropilem des Zentralkörpers. Kommissur und Tractus olfactorio-globularis sind die mächtigsten zerebralen Bahnen, was auf die große Bedeutung der Antennen bei der Orientierung und im Verhalten der Grillen hinweist.

Der dritte, nur schwach entwickelte Hirnabschnitt innerviert die Oberlippe und Teile des Pharynx motorisch und sensorisch und verbindet das Gehirn mit den vorderen Ganglien des Eingeweidenervensystems. Weitere Einzelheiten der Hirnanatomie werden in den Abschnitten „Lokalisation" besprochen.

11. Lokalisation der Reizstellen

Abb. 20 zeigt einen schematisierten Frontalschnitt durch das Gehirn mit den Reizstellen Flucht (◐) und Futtersuche (▲), Hemmung der Ortsbewegung (□) und Drehbewegung (Pfeile unter den Symbolen).

Zunächst stellt man fest, daß die an der Kontrolle der Lokomotion beteiligten nervösen Elemente über den gesamten ersten Hirnabschnitt verteilt und nicht in Zentren zusammengefaßt sind. Diese Aussage gilt aber nur dann, wenn wir unter *nervösen Zentren auch topographisch abgegrenzte Gebilde mit einheitlicher Funktion verstehen*. Laufen, Springen

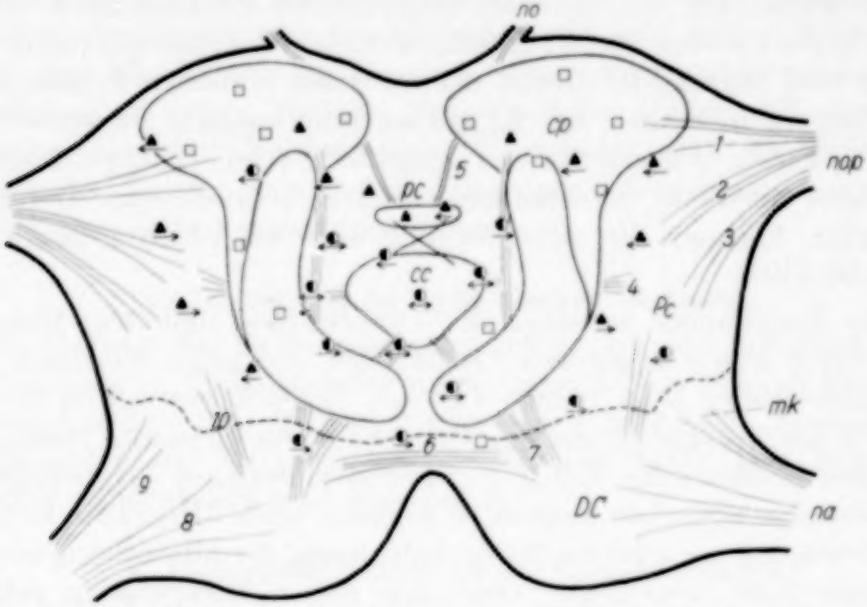


Abb. 20. Frontalschnitt durch das Proto- und Deutocerebrum des Gehirnes mit den Reizstellen für Lokomotion: Flucht (◐), Futtersuche (▲) und Hemmung der motorischen Aktivität (□). Pfeile geben die Drehrichtung an. Zeichenerklärung in Abb. 17

und Fliegen können also neben den Orientierungsbewegungen des Kopfes und seiner Anhänge im Einstrahlungsgebiet der afferenten Hirnnerven (zentrale optische Region) ebenso aktiviert und gehemmt werden wie in den Zwischenneuronsystemen (Pilzkörper, Zentralkörper, Brücke) und entlang der absteigenden Hirnbahnen. Reizpunkte für Aktivierung sind häufig eng benachbart mit solchen, welche die Fortbewegung hemmen. Ich möchte aber in diesem Zusammenhang nochmals betonen, daß der Hirnort in der Regel für den Typ der Reaktion verantwortlich ist und die Reizung ein und desselben Punktes entweder zu einer Aktivierung oder zu einer Hemmung führt, sofern im Schwellenbereich gearbeitet wird.

In sehr guter Übereinstimmung mit den Ausschaltexperimenten wird festgestellt, daß die Hemmpunkte überwiegend im Becher- und Zellenbereich beider Pilzkörper liegen. Damit ist sicher, daß diese Hirnstrukturen Hemmneurone für die Lokomotion enthalten. Dagegen

gelang es bei der Reizung des Zentralkörpers und seiner Randgebiete niemals, die Ortsbewegung zu hemmen (vgl. auch S. 113).

Die Werte der Latenzzeiten und die Beobachtungen über Fehlen oder Vorhandensein von einleitenden Orientierungsbewegungen sprechen dafür, daß die komplexen Verhaltensweisen: Flucht oder Futtersuche, an die Mitwirkung dorsaler Hirnstellen, vor allem auch der Pilzkörper und der zentralen optischen Region gebunden sind. Wird die Elektrodenspitze von hier zum Zentralkörper oder den Balken und absteigenden Hirnbahnen vorgeschoben, so nimmt die Latenzzeit ab, und die Reaktionen werden starrer. In diesen Regionen des Gehirnes kann Springen und Fliegen aus dem Stand ausgelöst werden. Ähnliches gilt für die Hemmung. Bei Reizung im Gebiet der zentralen optischen Region oder in den Bechern setzt sich die Hemmung sehr langsam durch, wobei in einigen Fällen nur das Laufen eingestellt wird. Andere Punkte in ventralen Bezirken, vornehmlich zwischen Zentralkörper und Deutocerebrum, hemmen die Ortsbewegung auch bei niederen Reizstärken augenblicklich.

Die Beziehungen zwischen der Drehrichtung und dem Hirnpunkt sind durch Pfeile angegeben. Reizstellen, die keine konstante Richtungsabweichung beim Laufen auslösen, liegen bevorzugt im mittleren Bereich des Protocerebrums (●). Stellen für eine konstante Drehtendenz nach rechts oder links sind in den lateralen Bezirken — vorwiegend in der zentralen optischen Region — gehäuft. Jede Hirnhälfte kann eine Drehbewegung nach beiden Seiten induzieren; die Abweichung zur nicht gereizten Seite überwiegt. Von allen diesen Hirnpunkten muß der zentrale Drehbefehl an die motorischen Systeme beider Körperseiten übertragen werden, damit jedes der 6 Beine koordiniert auf den Kreisgang umgestellt werden kann. Für die Wendebewegungen der Fühler findet die Erregungsübertragung im Gehirn und vermutlich unter der Mitwirkung der Antennenkommissur statt (HUBER 1959).

Die dorsalen Gebiete der Pilzkörper — Zellen- und Becherregion — nehmen auf die Laufrichtung keinen Einfluß. Optische Signale, die hier eintreten, spielen nur eine untergeordnete Rolle bei der Steuerung der Laufrichtung. Hiermit stimmt auch überein, daß lokale Läsionen in diesen Gebieten keine Drehbewegung auslösen. Anders verhalten sich Bienen und Feldheuschrecken (VOWLES 1954; HUBER 1955).

D. Ergebnisse der Elektrokoagulation

Koagulationsherde im Pilzkörpersystem einer Seite führen in der Regel zu keiner oder nur zu einer kurzfristigen Steigerung der lokomotorischen Aktivität, kleine Herde im Zentralkörper dämpfen die Laufbewegung nicht. Erst nach dem Ausfall beider Pilzkörper nimmt

die Lauf- und Sprungtätigkeit der Tiere zu (HUBER 1959). Nach Zerstörung des gesamten Zentralkörpers bleiben die Grillen vielfach am Ort stehen und laufen bei Störung, z. B. bei Reizung der Sinnesorgane auf den Analcerci, nur wenige Schritte.

Bei der Katze tritt zwangsläufig eine spiegelbildliche Körperhaltung und Seitentendenz auf, wenn ein Substrat für Dreherregungen ausgeschaltet wird (HESS 1949, 1954). Für einige Reizpunkte im lateralen Neuropilem des Protocerebrums gilt das gleiche. Die Grillen laufen dann längere Zeit nach der Koagulation entgegengesetzt zur Richtung während der Reizung. Ich sehe hier von den Versuchen ab, bei denen die histologische Kontrolle nur eine sehr geringe Schädigung ergab, denn hier ist eine gegensinnige Seitentendenz nicht zu erwarten. Schwieriger zu deuten sind die Ergebnisse bei größeren Herden ohne die spiegelbildliche Drehbewegung. Es scheint, daß die Grille eine Störung der Erregungssymmetrie durch lokale Schädigung einer Hirnhälfte relativ rasch kompensieren kann.

Singbewegung und akustisches Verhalten

Die Gesänge der Grillenmännchen gehören zu den auffälligsten und kompliziertesten Verhaltensweisen der Orthopteren. Wir unterscheiden 3 Gesangsformen oder Zirprhythmen, den *gewöhnlichen Gesang* (gG), den *Rivalengesang* (RG) und den *Werbegesang* (WG). Ihre biologische Funktion wird nachstehend besprochen.

A. Biologische Bedeutung der Lautäußerungen

Die 3 Gesangsweisen der Grillenmännchen kennzeichnen einzelne Situationen im Sexualverhalten und regeln die Beziehungen der Artgenossen während der adulten Phase (ZIPPELIUS 1949; HUBER 1955; v. HÖRMANN-HECK 1957; ALEXANDER 1960).

Der gG wird in der Regel nur von einem paarungsbereiten, d. h. von einem eine Spermatophore besitzenden Männchen erzeugt und lockt paarungswillige Weibchen aus größerer Entfernung an. REGEN (1913) führte erstmals den Nachweis, daß allein der akustische Reiz für den Anmarsch des Weibchens verantwortlich ist und andere Untersucher (BUSNEL 1955, WALKER 1957) konnten seine Ergebnisse bei anderen Grillenarten bestätigen. Treffen Artgenossen zufällig zusammen, oder sind diese nicht in Paarungsstimmung, so zirpt das Männchen den RG, der in der Regel den Kampf einleitet (ZIPPELIUS 1949; HUBER 1955; ALEXANDER 1960). Wird ein Weibchen durch den gG angelockt, so orientiert sich der Sänger nach der Fühlerberührung und beginnt zu werben (WG). Der WG löst zusammen mit anderen Reizen den Aufstieg des Weibchens aus und führt somit zur Begattung. Nach der Kopulation zeigen nahezu alle Grillenarten ein Verhalten, das ZIPPELIUS als Nachbalz bezeichnet hat.

Für den gG kennen wir heute noch keinen definierten exogenen auslösenden Reiz. Trotzdem wäre es falsch, ihn als „Spontangesang" zu bezeichnen. Er und der WG werden von afferenten Impulsen kontrolliert, die von Sinnesorganen im Bereich des männlichen Begattungsapparates stammen. Diese Impulse informieren höhere Zentren über die Anwesenheit einer Spermatophore (HUBER 1955). Fehlen

sie, z. B. nach erfolgreicher Begattung oder nach Durchtrennung des abdominalen Bauchmarks und der afferenten Nerven des letzten Hinterleibsganglions, so sind WG und gG gehemmt. Das Männchen verhält sich jetzt so, als hätte es bereits kopuliert (HUBER 1955). ALEXANDER (1960) sieht in der akustischen Rückkoppelung einen weiteren Reiz für die Kontrolle des gG. Seine Ergebnisse an verschiedenen amerikanischen Grillenarten geben zu der Vermutung Anlaß, daß der eigene Gesang über die Hörorgane stimuliert und seine Versfolge kontrolliert werden kann.

WG und RG benötigen dazu noch auslösende Impulse von anderen Sinnesorganen. Die Entscheidung über Balz oder Kampf fällt kurz vor oder während der Begegnung der Artgenossen (HUBER 1955; v. HÖRMANN-HECK 1957) und hängt außerdem von der Vorgeschichte des Männchens ab (ALEXANDER 1960). Man kann 2 Reaktionsweisen unterscheiden. Wird der Partner durch den gG angelockt, so folgt in der Regel die Balz. Trifft er zufällig auf ein Männchen, so bestimmt das Verhalten beider ob gebalzt oder gekämpft wird. Das Bild ist heute folgendes:

Im Freiland erzeugt das Männchen vor seinem Höhleneingang häufig schon vor der gegenseitigen Antennenberührung einen Warngesang, der dem RG entspricht (v. HÖRMANN-HECK 1957). Dieses Signal kann beim Partner den Antwort-RG auslösen und damit den Kampf einleiten. Bleibt der Artgenosse stumm, so ist die zweite Möglichkeit zum Kämpfen während der Fühlerberührung gegeben. Eines der Tiere kann bei der ersten Berührung mit einem heftigen Fühlerpeitschen antworten und damit den Kampf auslösen. Bei *Gryllus campestris* befindet sich das Männchen — außer in der Phase des gG — stets in einer gewissen Kampfbereitschaft, die dadurch gekennzeichnet ist, daß es in dieser Zeit bei Berührung der Antennen mit Peitschen und RG antwortet. Reagiert der Partner auch auf das Peitschen nicht, so sind die Voraussetzungen für die Balz gegeben. Dabei ist es gleichgültig, ob der Ankömmling ein Weibchen oder ein anderes Männchen ist. Kampf und Balz der Grillen können in mannigfaltiger Weise variiert werden, wie dies durch ALEXANDER (1960) eingehend gezeigt werden konnte.

Im Anschluß an eine Begattung sind gG und WG gehemmt, bis die neue Spermatophore gebildet und in die Penistasche eingepreßt ist. Dieser Vorgang ist normalerweise mit dem Nachbalzverhalten korreliert und das Männchen bekämpft andere dem Weibchen sich nähernde Artgenossen.

B. Mechanik und morphologische Grundlagen der Singbewegung

Bei den Männchen aller Grillenarten sind die vorderen Abschnitte der Elytren zu lauterzeugenden Organen umgebildet. Jeder Deckflügel trägt auf seiner Unterseite die Schrilleiste, eine mit zahlreichen Schrillamellen besetzte Cubitalader (ROY-NOEL 1954; STÄRK 1958). Die Zahl dieser Lamellen schwankt bei der Feldgrille zwischen 30 und 33/mm und bei der Hausgrille zwischen 68 und 70/mm der Leiste. Schrillkante ist ein kleiner sklerotisierter Abschnitt am hinteren Rande jedes Deckflügels, zwischen dem Schrilleistenende und der Region des Analfeldes.

Beim Singen werden beide Elytren *gleichzeitig* angehoben, etwas nach vorne außen gezogen und bei den einzelnen Gesängen unterschiedlich stark vom Körper abgestellt und gegeneinander geneigt. In dieser Stellung bewegt das Tier die Flügel mit annähernd gleicher Amplitude einwärts und auswärts und streicht die Leiste an die Kante an. Bei den Grillen liegt der rechte Deckflügel über dem linken; es gelingt aber, unmittelbar nach der Imaginalhäutung die weichen Flügeldecken umzulegen und Tiere mit inverser Elytrenlage herzustellen (KEILBACH 1935; STÄRK 1958; HUBER 1960b). Für die Frequenzverteilung in den erzeugten Lauten und für die Lautstärke sind die strukturellen Eigenschaften des Stridulationsorgans verantwortlich, der Singrhythmus wird vom ZNS bestimmt.

Die Feldgrille betätigt beim Zirpen 28 Muskeln, davon 14 in jeder Mesothorakalhälfte. Funktionell können 3 Gruppen unterschieden werden: Die Heber und Vorzieher des Flügels, die Senker und Rückzieher des Flügels und die Adduktoren, welche die Elytren einwärts bewegen. Sie spielen beim Singen die entscheidende Rolle. Jeder Muskel erhält den Impuls zur Kontraktion von motorischen Nervenzellen des 2. Thorakalganglions. Die Innervation dieser Muskeln ist bekannt (Abb. 21 und Tabelle 4); es ist jedoch noch ungeklärt, wie viele Fasern den einzelnen Muskel versorgen und ferner, ob jede

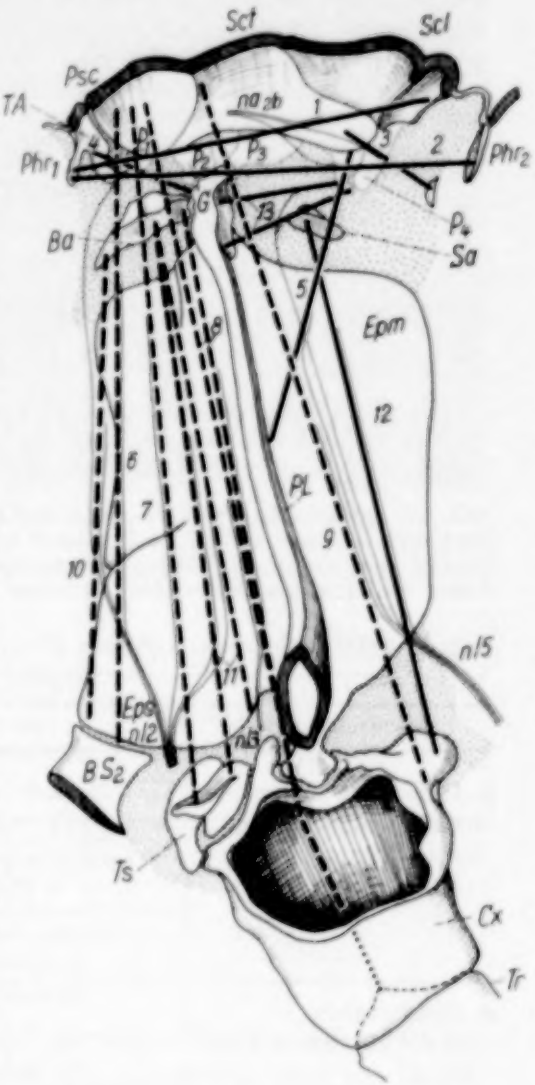


Abb. 21. Rechte Hälfte des Mesothorakalsegmentes der Feldgrille in der Ansicht von innen mit den Singmuskeln (gestrichelt = Gruppe der Heber und Ausbreiter des Flügels; ausgezogen = Gruppe der Senker und Adduktoren des Flügels) und den Nerven. na_{2b} motorischer Ast des Nervus anterior; nl_2, nl_3, nl_5 Nervi laterales 2—5; *1—3* dorsale und laterale Längsmuskeln (Senker des Flügels); *4* Rückzieher des Tergalarmes (*TA*) = Vorzieher des Flügels; *5* Senker der Elytre; *6—9* Dorsoventrale Muskeln = Senker des Tergums und Heber des Flügels; *10 + 11* Senker des Basalarsklerites und Vorzieher des Flügels; *12* Senker des Subalarsklerites und Rückzieher des Flügels; *13* Adduktoren beim Zirpen (Einwärtsbewegung der Flügel); *Ba* Basalarsklerit; BS_2 Basisternum; *Cx* Mesocoxa; *Epm* Epimerum; *Eps* Episternum; *G* Elytrengelenk; P_{1-4} Pteralskleriten; Phr_{1+2} Pro- und Mesophragma; *PL* Pleuralleiste; *Psc* Praescutum; *Scl* Scutellum; *Sct* Scutum; *TA* vorderer Tergalarm; *Tr* Trochanter; *Ts* Trochantinus. Intersegmentalmembranen und Membranen zwischen den einzelnen Skeletelementen punktiert; *Sa* Subalarsklerit

Muskelkontraktion mit einer Entladung der zugehörigen Motoneurone synchronisiert ist (vgl. Roeder und Weiant 1949; Roeder 1950; Pringle 1949, 1954, 1957).

Bei der Feld- und der Hausgrille ist noch nicht vollständig geklärt, ob der Zirplaut nur während der Einwärts- oder der Auswärtsbewegung der Elytren entsteht, für gG und RG aber sicher, daß nur eine Phase lauterzeugend ist (Pierce 1949; Bussel 1955; Alexander 1960). Jede Flügelbewegung erzeugt einen kurzen und deutlich von dem folgenden abgesetzten Tonstoß, dessen Amplitude langsam ansteigt und abfällt (Abb. 22). Die Frequenzverteilung umfaßt bei der Feldgrille einen Bereich zwischen 3 und 5,8 kHz für gG und RG, und 2,5—8,5 kHz für den WG (Abb. 23). Bei anderen Grillenarten liegen die Lautfrequenzen in der

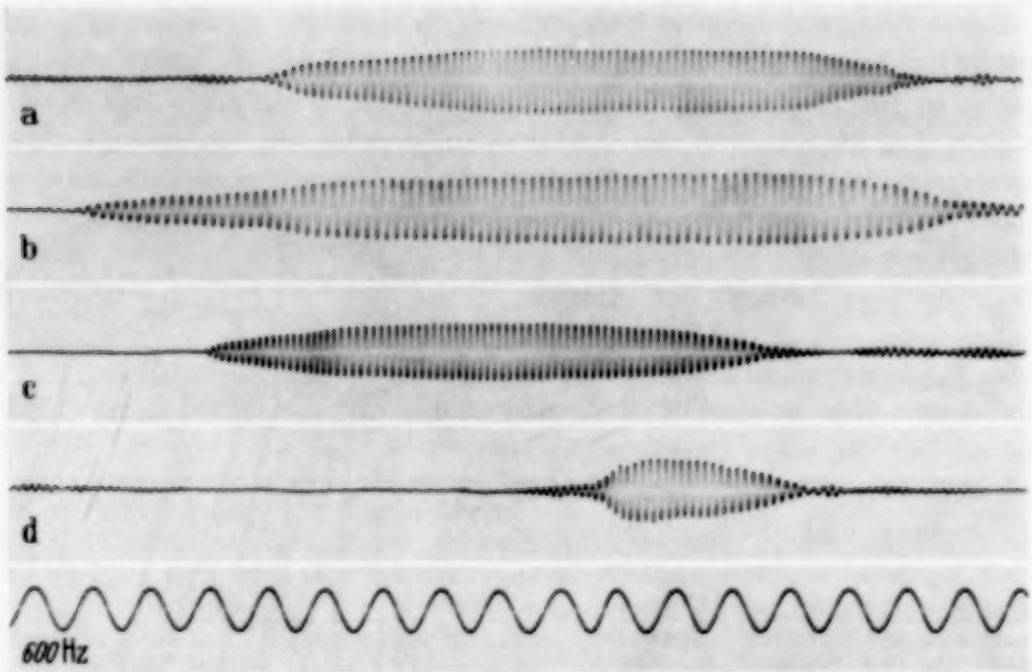


Abb. 22. Amplituden- und Frequenzverlauf der Silben verschiedener Gesangsformen der Feldgrille. a = gG; b = RG; c Übergang zum WG und d Hauptsilbe des WG; langsamer Anstieg und Abfall der Lautamplitude und Frequenzmodulation am Anfang und Ende. Jeder Wellenzug entspricht dem Anschlag einer Lamelle an die Kante des Gegenflügels

Tabelle 4. *Singmuskeln, efferente Nerven und Bewegungsphasen beim Gesang von Gryllus campestris*

Bewegungsphase	Muskeln (Abb. 21)	Nerven (Abb. 21)
1. Einnahme und Sicherung der Zirpstellung	Senker des Tergalarmes (*4*) = Vorzieher des Flügels	N. lateralis *2*
	Senker des Tergums (*6*, *7*, *8*, *9*) = Heber des Flügels	N. laterales *2*, *3*, *5*
	Senker des Basalare (*10*, *11*) = Vorzieher des Flügels	N. lateralis *2*
2. Stridulation a) Einwärtsbewegung	Dorsale Längsmuskeln (*1*, *2*, *3*) = Senker des Flügels	N. anterior *2b*
	Senker des Subalare (*12*) = Rückzieher und Senker des Flügels	N. lateralis *5*
	Tergopleurale Muskeln (*5*, *13a* und *b*) = Adduktoren des Flügels	N. lateralis *5*
b) Auswärtsbewegung	Muskeln der Phase 1 (*4*, *8*, *10*, *11*)	N. laterales *2*, *3*

Regel zwischen 3—10 kHz (BUSNEL 1955; ALEXANDER 1960). Beim WG scheinen beide Bewegungsphasen Laute zu erzeugen, wenn auch die Einwärtsbewegung die wichtigere sein dürfte.

Die emittierten Schallfrequenzen sind in erster Linie abhängig von der Bewegungsgeschwindigkeit der Elytren und damit von der Zahl der pro Sekunde angestrichenen Lamellen. Die verschiedene Länge der Silben entsteht dadurch, daß die

Männchen bei den einzelnen Gesängen eine unterschiedliche Anzahl der Lamellen benutzen (Pierce 1949; Huber 1960b). Zu Beginn und gegen Ende einer Silbe tritt eine Frequenzmodulation auf (Alexander 1960), die 2 Ursachen haben kann: 1. sind die Abstände der Lamellen am Schrilleistenende etwas größer, d. h. die Zahl der Anstriche pro Zeiteinheit sinkt, und 2. kann die Bewegungsgeschwindigkeit geändert werden. Daraus ist zu folgern, daß die Trägerfrequenz als Funktion des Lamellenabstandes, der Spannung und der Bewegungsgeschwindigkeit des Flügels von der Temperatur abhängt, und diese Beziehung konnten Alexander und Thomas (1959) für einige Arten der Gattung *Nemobius* zeigen. Bei den *Oecanthinen*

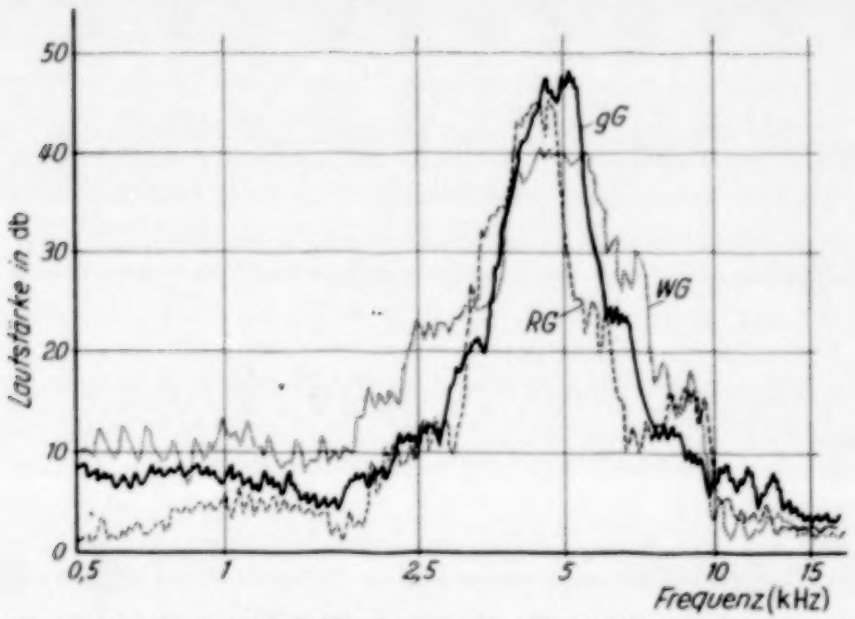


Abb. 23. Frequenzspektren der 3 Feldgrillengesänge. Maxima liegen zwischen 3,8—6 kHz

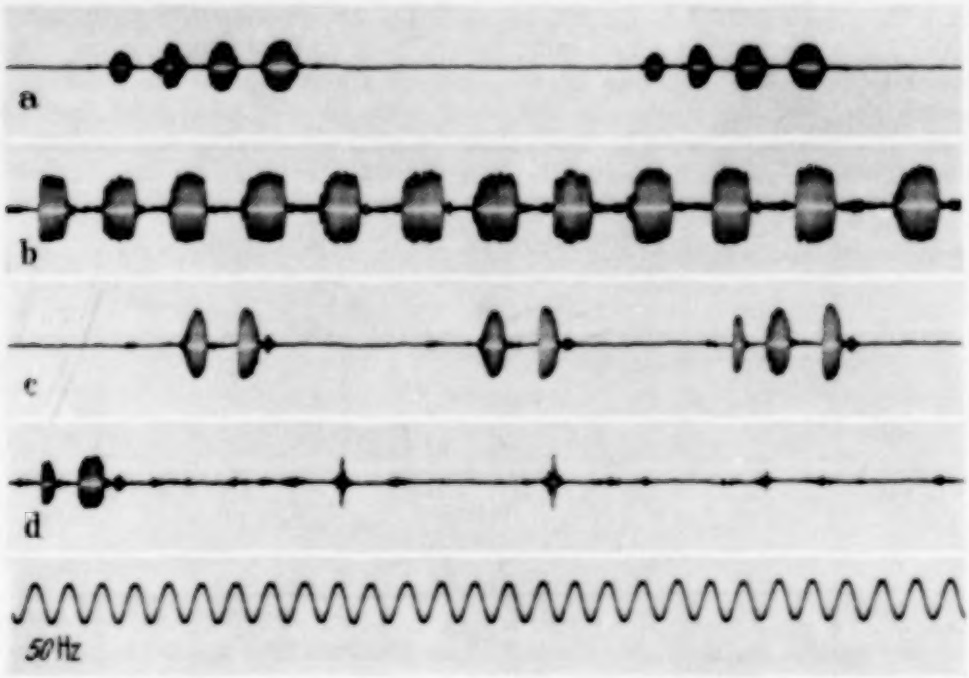
und den *Ephippigerinen* (Busnel 1955; Pasquinelly und Busnel 1955) stimmt die Anzahl der Schrillamellen sehr genau mit der Zahl der Schallschwingungen pro Silbe überein und das bedeutet, daß die Tiere beim Singen die volle Garnitur benutzen.

C. Zirprhythmen

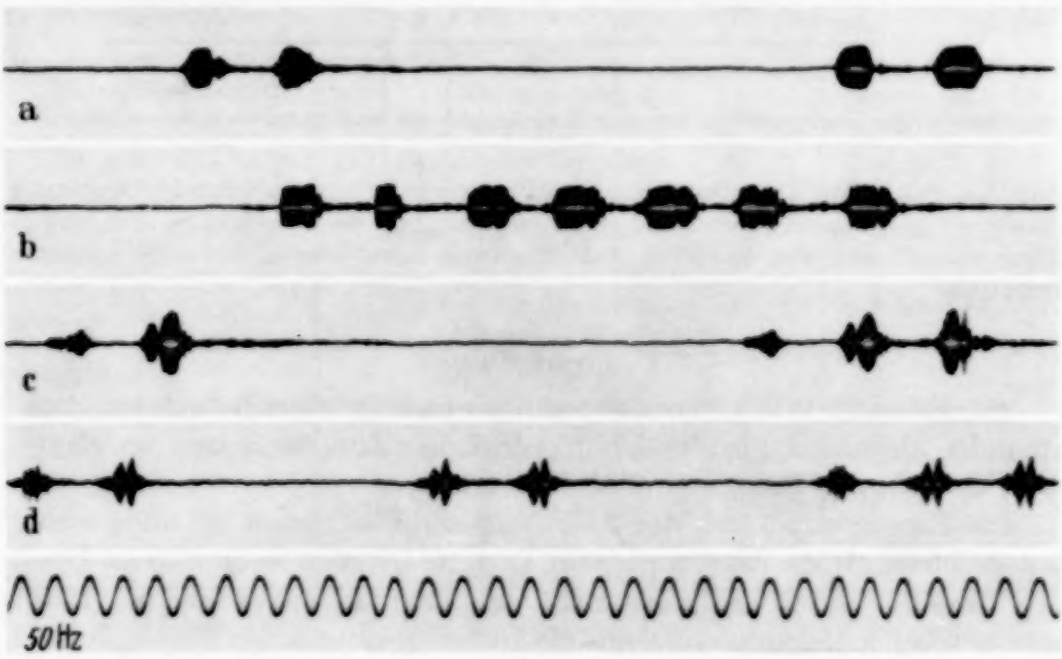
gG, RG und WG können theoretisch in folgenden Parametern voneinander abweichen: in der *Lautfrequenz*, der *Lautstärke* und im *Rhythmus*, d. h. in der Folge der Flügelbewegungen.

Die Frequenzspektren der 3 Grillengesänge stimmen bei allen bisher untersuchten Arten nahezu überein. Ein Artgenosse kann also an Hand der Töne die einzelnen Laute nicht voneinander unterscheiden. Dafür sprechen auch elektrophysiologische Untersuchungen am Hörorgan und am Hörnerven (Autrum 1941, 1942, 1955; Pumphrey 1939, 1940; Pumphrey und Rawdon-Smith 1936; Haskell 1956) und an einzelnen Hörnervenfasern (Katsuki und Suga 1960). Sie und die zahlreichen Verhaltensuntersuchungen haben bis heute keinen exakten Beweis für ein Tonunterscheidungsvermögen erbracht (Busnel u. Mitarb. 1953 bis

1955[1]). Die Hörorgane sprechen dagegen sehr empfindlich auf Amplitudenmodulationen und Transitorien an, sind also zur Rhythmus-



A



B

Abb. 24. Zirpmuster der Feld- (A) und Hausgrille (B). Jeder Tonstoß entspricht einer Flügelbewegung. a 2 Verse des gG; b Vers des RG; c Verse des Überganges zum WG und d = WG

[1] Neuere Untersuchungen von HORRIDGE (1960) sprechen für ein Tonunterscheidungsvermögen bei *Acheta domesticus*; die vorliegenden Ergebnisse stützen sich jedoch noch nicht auf ausreichende Experimente.

übertragung geeignet (HASKELL 1956; SCHWARTZKOPFF 1960). Die Lautstärke variiert, jedoch sind die Unterschiede nicht statistisch zu sichern (vgl. auch BUSNEL 1955).

Es bleibt also als wesentliches Unterscheidungsmerkmal der Zirprhythmus; er bietet den Schlüssel für die Auswertung des Gesanges durch den Artgenossen (WALKER 1957).

Das Grundelement des Gesanges ist die Silbe (=pulse), der bei einer einzigen Elytrenbewegung erzeugte Laut (Abb. 24a und b). Im gG der Feldgrille treten 3 oder 4 Silben zu Versen zusammen. Die Silbenlänge schwankt zwischen 16 und 20 msec; der Abstand bleibt mit 12 bis 14 msec nahezu konstant. Bei der Hausgrille bestehen die Verse aus 2, 3 oder seltener 4 Silben. Die Versfolge ist regelmäßig und abhängig von der Temperatur und der momentanen endogenen Situation des Tieres. gG und RG unterscheiden sich bei beiden Arten durch die Anzahl der Silben im Vers (größer und inkonstant beim RG), durch den Abstand der Silben und eine unregelmäßige Änderung der Lautstärke (RG). Der WG der Grillen ist stärker abgewandelt. Die Laute sind weniger intensiv, und man kann 2 Gruppen unterscheiden, *Hauptsilben* mit großer Amplitude, die in unregelmäßigen Abständen aufeinanderfolgen, und Zwischensilben sehr geringer Intensität, die das sehr charakteristische Schwirrgeräusch der WG bilden. Die Folgefrequenz der Hauptsilben nimmt bei fortgesetzem WG zugunsten der Zwischensilben ab. Es ist noch ungeklärt, wie viele Lautelemente einer Flügelbewegung entsprechen. Einige Versuche an *Gryllus campestris* haben gezeigt, daß die Lautfolge im WG auch noch durch einen anderen Anregungsmechanismus zustande kommen kann. Wird nämlich dem Männchen eine Elytre festgelegt oder am Gelenk amputiert, so bewegt sich die andere als ob nichts geschehen wäre. gG und RG sind lautlos; beim WG werden die Elytren nur wenig vom Körper abgehoben und steil gegeneinander geneigt. Ein werbendes Männchen mit einem Flügel erzeugt ein sehr leises Zirpgeräusch im Rhythmus der Haupt- und Zwischensilben und zwar dadurch, daß jetzt das Costalfeld des Flügels an die seitliche Körperwand anschlägt. Deshalb ist es auch verständlich, daß gerade im WG das Frequenzspektrum breiter ist. Das Weibchen wird durch diese Laute aus geringer Entfernung angelockt, steigt auf und kommt zur Kopulation. Die Information dieser „Anschlaglaute" reicht also aus. Einzelheiten zu dieser Frage werden an anderer Stelle publiziert.

D. Die zentralnervösen Systeme der Singbewegung

Es stellt sich nun die Frage, wo im ZNS der Grillen die Singbewegung koordiniert und der Singrhythmus bestimmt wird und welche Stellen das akustische Verhalten steuern und koordinieren.

1. Mindeststruktur für die Lauterzeugung

Zahlreiche Operationen am Nervensystem beider Grillenarten führten übereinstimmend zu dem Ergebnis, daß die Männchen noch zirpen können, wenn das *Gehirn, eine Verbindung zwischen ihm und dem 2. Thorakalganglion und dieses mit den seitlichen Nerven zur Singmuskulatur unbeschädigt bleiben* (Abb. 25 und Tabelle 5). Das bedeutet: In diesen beiden Systemen sind alle nervösen Elemente und Schaltungen für die Koordination der Zirprhythmen vorhanden.

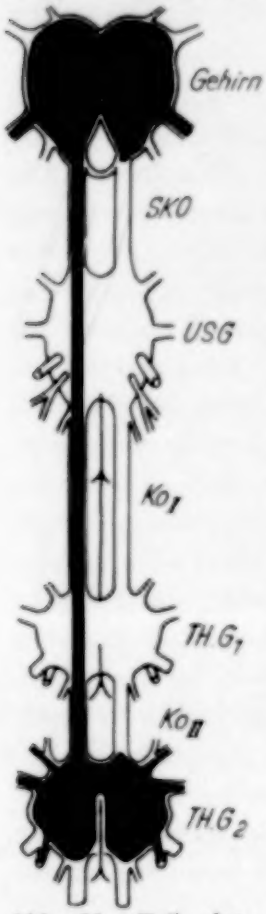


Abb. 25. Teil des ZNS der Grille zur Demonstration der beim Gesang tätigen Bezirke: Gehirn, eine Bahn zum $TH.G_2$ und 2. Thorakalganglion. *Sko* Schlundkonnektiv; *Ko I, II* Konnektive zwischen den folgenden Ganglien; $TH.G_{1+2}$ 1. und 2. Thorakalganglion *USG* Unterschlundganglion

Bezieht man die auslösenden Erregungen mit ein, so ist das System noch zu ergänzen. Ich erwähnte, daß gG und WG nach der Kopulation gehemmt sind und beide Gesänge nach Durchtrennung des abdominalen Bauchmarks unterdrückt werden. Diese Hemmung wird spätestens nach 8—10 Tagen mehr oder weniger aufgehoben, ohne daß eine Regeneration der Nerven stattgefunden hat. Die Unterdrückung der Singbewegung nach einer Begattung wird sicherlich durch die Änderung der afferenten Erregung im Bereich des Begattungsapparates ausgelöst. Unter normalen Bedingungen ist bereits 20—40 min später eine neue Spermatophore gebildet, die Hemmung kann nun wegfallen. Die spätere Beseitigung der Hemmung nach Durchtrennung der afferenten Nerven oder des abdominalen Bauchmarks läßt dagegen vermuten, daß noch andere und einstweilen unbekannte Systeme — wahrscheinlich humoraler Art — eingeschaltet sind.

Nach der Ausschaltung der Antennen, die als Werkzeuge zum „Erkennen" des Partners benutzt werden, zögert das Männchen bei der Einstellung zum Kampf oder zur Balz, beginnt aber schließlich entsprechend der Situation zu zirpen (vgl. ALEXANDER 1960). Dabei können Tastsinnesorgane auf dem Kopf und Körper die Funktion der Antennen übernehmen. Der Kreisgang nach Durchtrennung eines Schlundkonnektivs erschwert ebenfalls die gegenseitige Orientierung und es ist verständlich, daß unter diesen Bedingungen die Gesänge nur höchst selten auftreten.

Diese Eingriffe haben ferner gezeigt, daß die Erregungen vom Gehirn zum 2. Thorakalganglion auf Konnektivfasern übertragen werden, die auf der gleichen Körperseite verlaufen. Es dürfte sich um Zwischen-

neurone handeln, deren Zellkörper zwar noch nicht lokalisiert sind, die aber im USG und Prothorakalganglion keine Synapsen bilden.

Tabelle 5. *Eingriffe in das ZNS der Grille zur Ermittlung der nervösen Mindeststruktur für die Singbewegung*

N = Anzahl der Versuche; Ko = Konnektive und Sko = Schlundkonnektive; III, II, I = zwischen den einzelnen Thorakalganglien; —* = Ausfall der Singbewegung wird kompensiert; +* = Gesänge wegen Manegebewegung nur selten beobachtet.

Ort des Eingriffes im Nervensystem	*Gryllus campestris*				*Acheta domesticus*			
	N	gG	RG	WG	N	gG	RG	WG
1. Ko im abdominalen Nervensystem einseitig durchtrennt	8	+	+	+	3	+	+	+
2. Ko beidseitig durchtrennt	7	—*	+	—*	4	—*	+	—*
3. Ko III einseitig	5	+	+	+	2	+	+	+
und beidseitig durchtrennt	7	—*	+	—*	3	—*	+	—*
4. Ko II einseitig	5	+	+	+	2	+	+	+
und beidseitig durchtrennt	10	—	—	—	3	—	—	—
5. Ko I einseitig	8	+	+	+	4	+	+	+
und beidseitig durchtrennt	4	—	—	—	4	—	—	—
6. Sko einseitig	3	+*	+*	+*	2	+	+*	+*
und beidseitig durchtrennt	3	—	—	—	5	—	—	—
7. Ko II links und Ko I rechts durchtrennt	3	—	—	—	nicht durchgeführt			
8. Ko II + I einseitig durchtrennt	2	+	+	+	nicht durchgeführt			
9. Prothorakalganglion halbiert	2	+	+	+	3	+	+	+
10. Mesothorakalganglion halbiert	3	—	—	—	5	—	—	—

II. Die Funktionen des 2. Thorakalganglions

Das wesentliche Ergebnis der 1. Versuchsreihe besagt, daß 2 Ganglien in den Prozeß der Lauterzeugung eingeschaltet sind. Daraus ergeben sich folgende die Fragen: Welche Aufgabe übernehmen diese beiden Systeme? Ffindet eine Arbeitsteilung statt, und in welcher Weise arbeiten Thorakalganglion und Gehirn zusammen? Die nachstehenden Versuche sollen über die Leistungen des Thorakalganglions Aufschluß geben:

a) Anatomische Vorbemerkungen. Auch im 2. Thorakalganglion liegen die Zellkörper der zahlreichen Motoneurone und der Zwischenneurone dicht unter der zweischichtigen Hülle, wobei man eine dorsale und eine ventrale Zellmasse unterscheiden kann. Die Fasern, Neuriten und Dendriten, treten in das zentrale Neuropilem ein und werden hier miteinander verknüpft. Im Neuropilem entspringen ferner die großen lateralen Nervenstämme, sieben auf jeder Seite, und hier enden zahlreiche Konnektivfasern aus anderen Teilen des Nervensystems.

Obgleich der genaue Verlauf der Konnektivfasern und der zahlreichen Ausläufer der Moto- und Interneurone noch weitgehend ungeklärt ist, können folgende 4 Aussagen gemacht werden. Abb. 26 illustriert einige Verknüpfungen im 2. Thorakalganglion.

α) Die kranial und kaudal in das Ganglion einmündenden Konnektivfasern durchziehen es in zwei großen ventralen Bündeln; viele dieser Fasern geben keine Dendriten ab. In jeder Ganglienhälfte zweigen jedoch drei kleinere Bündel in das Neuropilem ab; ihre Ausläufer treten in einigen Fällen auch in die andere Hälfte über.

β) Die großen Zellkörper der Motoneurone liegen, wie dies bereits ZAWARZIN (1924) für *Aeschna* angibt, in größeren Gruppen ventral in den Nischen zwischen den austretenden Nerven. Von jeder Zelle ziehen zahlreiche Dendriten in das Neuropilem der gleichen Hälfte. Sie verteilen sich über einen großen Bereich. Der Neurit verläßt am Rande des Neuropilems das Ganglion.

γ) Im frontalen und kaudalen Abschnitt des Ganglions wurden Zwischenneurone gefunden, deren Fasern das Ganglion nicht verlassen und in beide Hälften eintreten. Sie können dort mit Konnektivfasern und Motoneuronen Synapsen bilden.

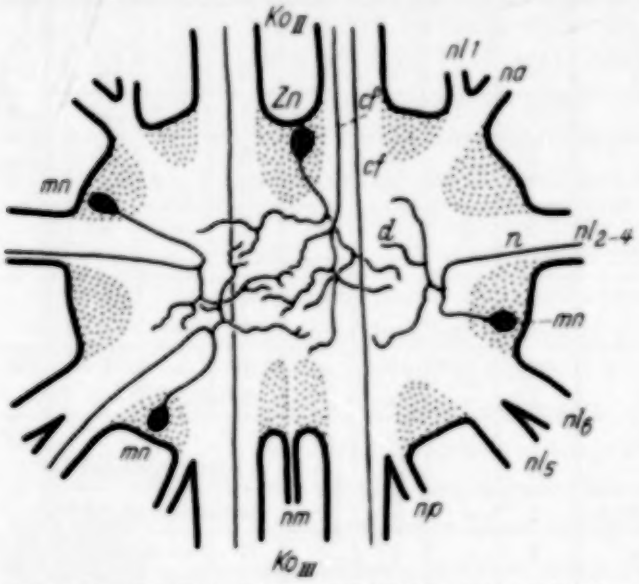


Abb. 26. Zweites Thorakalganglion der Grille im Längsschnitt in Ansicht von oben mit den Konnektiven (*Ko II + Ko III*), den seitlichen Nervenstämmen (*na* und nl_{1-4}; *np*), dem medianen Nerven (*nm*). Lage der Zellkörper punktiert; Neuropilem und Nervenbahnen weiß; *cf* und *cf'* Konnektivfasern; *mn* Motoneuron mit Dendriten (*d*) und Neurit (*n*); *Zn* Zwischenneuron. Rekonstruiert aus Schnitten mit Faserimprägnation nach BODIAN; *na* Nervus anterior; *np* Nervus posterior; *nl* Nervus lateralis

δ) Zwischen den beiden Ganglienhälften existieren drei große Querkommissuren; es ist jedoch nicht bekannt, welche Elemente am Aufbau dieser Faserbündel beteiligt sind.

b) Nervöse Isolierung des Ganglions. Werden beide Konnektive vor und hinter dem Ganglion durchtrennt, so liegt ein System vor, das afferente Impulse nur mehr von den Sinnesorganen des gleichen Segmentes empfangen und efferente Impulse an die Muskeln des Mesothorax abgeben kann. Wie erwähnt, fallen die Lautäußerungen aus. Werden aber Sinnespolster und Sinneshaare an der Basis des Elytrengelenkes durch Berühren gereizt, so hebt das Männchen — auch bei einseitiger Reizung — nicht selten *beide* Flügel an und antwortet mit einer lautlosen und den Reiz nur wenig überdauernden koordinierten Singbewegung. Die Flügel gleiten dabei 3- bis maximal 10mal übereinander hinweg. Daraus folgt:

Das isolierte 2. Thorakalganglion kann zwar keine normale Zirprhythmik in Gang bringen, aber dennoch eine Grundform der Singbewegung koordinieren. Der verantwortliche nervöse Apparat arbeitet rhythmisch, und die afferente Erregung wird synchron auf die Moto-

neuronpopulationen in beiden Hälften verteilt. Wie dies geschieht, ist noch unbekannt.

c) Durchtrennung eines Konnektivs. Nach der Unterbrechung einer Nervenbahn zwischen Gehirn und 2 Thorakalganglion bleiben Lauterzeugung und Verhalten intakt. Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß zur Kontrolle und Koordination der Zirprhythmen die auf einer Seite geleiteten Erregungen ausreichen. Beide Bahnen werden unter normalen Bedingungen zur Impulsübermittlung benutzt und im Ganglion liegt eine Schaltung vor, welche die synchrone Erregungsverteilung gewährleistet.

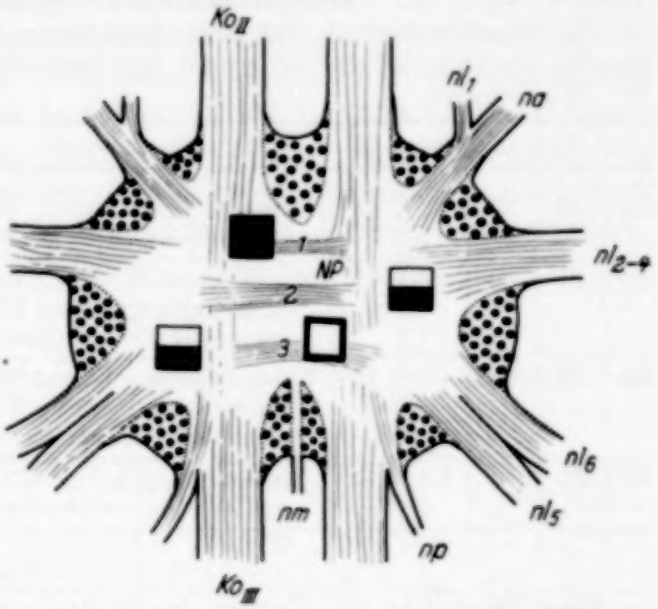


Abb. 27. Zweites Thorakalganglion mit den Reizstellen für phasische Bewegungen der Mittelbeine (■) und Elytren (■) und der Singbewegung (□). *1—3* Querkommissuren im Ganglion. Zeichenerklärung s. Abb. 26

d) Halbierung des Ganglions. Nach Halbierung des Ganglions bleiben die nervösen Verbindungen zum Gehirn intakt, die Singbewegung fällt jedoch aus. Das Tier ist nach dem Eingriff nicht mehr fähig, bei Reizung eines Sinnespolsters den Flügel zu heben und zu bewegen. Es wird also jener Mechanismus außer Funktion gesetzt, der für die Erregungsverteilung und die gegenseitige Abstimmung der Motoneurone verantwortlich ist.

e) Elektrische Reizung im Neuropilem des Ganglions. Auger und Fessard (1928, 1929) und Hughes (1952) haben Thorakalganglien von Grillen und Heuschrecken in der Längs- und Querachse mit Gleichströmen gereizt. Unter anderem traten rhythmische Flügel- und Beinbewegungen auf.

Bei der Feldgrille habe ich zunächst das Ganglion nervös isoliert (Versuch 1), von der Bauchseite eine differente Reizelektrode in verschiedene Abschnitte des Neuropilems eingeführt und das Tier so befestigt, daß es Mittelbeine und Elytren frei bewegen konnte. Abb. 27 zeigt die Reizstellen im Ganglion, und Tabelle 6 orientiert über die ausgelösten Reaktionen.

Die lokale Reizung in lateralen Neuropilembezirken führte zu Kontraktionen einzelner Muskeln der Mittelbeine und Elytren, wobei die

Kontraktionsfolge mit der Reizfrequenz übereinstimmte. Hier wirkte der Reiz auf die Dendriten- und Neuritenstruktur der Motoneurone ein, und bei genügend hoher Reizstärke führte jeder Stromstoß zu einer Entladung des Neurons. Die Erregung konnte auch auf die Gegenseite übergreifen, was in dem gleichzeitigen Vibrieren beider Elytren zum Ausdruck kam.

Tabelle 6. *Reaktionen der Mittelbeine und Elytren während lokaler Reizung des Neuropilems des 2. Thorakalganglions*

F = Impulsfrequenz je Sekunde; Impulsform = Rechteck (0,1 msec); I = Intensität in μAmp; RZ und LZ = Reiz- und Latenzzeiten in Sekunden; N = Anzahl der Reizversuche.

F	I	RZ	LZ	N	Reaktionen	Reizstelle
15	30	30	1	15	Anziehen und Zittern beider Mittelbeine im Reiztakt	Bündel der Konnektivfasern links vorne
15	24	30	0,5	11	Zucken des rechten gestreckten Mittelbeines; später Vibrieren beider Elytren (Reiztakt)	Ursprungsgebiet der N. laterales *2—4* rechts
15	10	30	1	12	Zucken des gestreckten linken Mittelbeines; später Vibrieren beider Elytren (Reiztakt)	Ursprungsgebiet der N. laterales *5—6* links
15	18	40	1,5	7	Zirpbewegung beider Elytren, unabhängig von der Reizfrequenz	zentrales kaudales Neuropilem

Ein Reizpunkt im Gebiet der dritten, kaudalen Querverbindung zwischen den Ganglienhälften erbrachte ein anderes Ergebnis. Das Männchen hob nach kurzer Latenz beide Elytren geringfügig an und strich sie wie beim Singen aneinander, und zwar in einer eigenen Rhythmik. Diese Bewegung überdauerte den Reiz nur wenige Sekunden. Es entstand ein sehr leiser Schwirrlaut, der keine Ähnlichkeiten mit den Grillengesängen erkennen ließ.

Im isolierten 2. Thorakalganglion kann demnach bei Reizung bestimmter Strukturen eine koordinierte Elytrenbewegung induziert werden. Es muß sich um Elemente handeln, die an der Erregungsverteilung und an der Abstimmung der zusammenarbeitenden Motoneurone beteiligt sind. Außerdem zeigt das Ergebnis, daß der thorakale Apparat nicht auf ein bestimmtes Zirpmuster eingestellt ist, da ihm auch ein gänzlich anderer Rhythmus aufgeprägt werden kann.

III. Funktionen des Gehirnes bei der Lauterzeugung

1. Ausschaltungsversuche im Gehirn. Vorweg sei erwähnt, daß Grillenmännchen auch dann noch zirpen, wenn beide Augen-, die 3 Ocellen- und die Antennennerven durchtrennt sind (vgl. auch

ALEXANDER 1960). Tastsinnesorgane auf der Körperfläche können in einem gewissen Ausmaß die Funktion der Fühler bei der Orientierung im Kampf und in der Balz übernehmen. Werden bei geschlechtsreifen Männchen die tibialen Hörorgane und die Hörhaare auf den Analcerci ausgeschaltet, so erzeugen auch sie — während einer Beobachtungszeit von 3 Wochen — alle Singrhythmen in den entsprechenden Situationen. Natürlich fällt hier eine akustische Auslösung, z. B. des RG, aus. Diese Ergebnisse sprechen dafür, daß bei intakten Hörorganen die akustische Erregung beim eigenen Gesang für die Koordination der Singbewegung und die Zusammenstellung der Muster offenbar keine Rolle spielt. Damit sei aber nicht gesagt, daß diese Erregung nicht zur allgemeinen Erhöhung der Singaktivität beitragen könnte (vgl. ALEXANDER 1960). Versuche an jungen Tieren können zur Klärung der Bedeutung der Hörorgane bei der Kontrolle der Singtätigkeit weiterhelfen. Auch nach Amputation der Cerci, die den Hinterleib bei der Begattung steuern, können die Männchen noch kopulieren. Die wichtigsten Eingriffe und Ergebnisse sind in Tabelle 7 zusammengestellt.

Tabelle 7. *Lautäußerungen und Sexualverhalten von Feld- und Hausgrille nach Eingriffen in die Sinnesorgane und in das Gehirn*
N = Anzahl der Tiere; K = Kampf; +* = verzögerte Orientierung.

Ort des Eingriffes	N	gG	RG	K	WG	Balz	Kopulation
1. Nervi optici und ocellares durchtrennt	12	+	+	+	+	+	+
2. Nervi antennales durchtrennt . . .	7	+	+	+*	+	+*	+
3. Tympanalorgane zerstört	11	+	+	+	+	+	+
4. Cercalnerven durchtrennt	5	+	+	+	+	+	+*
5. Gehirn halbiert	6	—	—	—	—	—	—
6. Protocerebrum einseitig entfernt . .	5	—	—	—	—	—	—
7. Brücke und Zentralkörper zerstört .	4	—	—	—	—	—	—
8. Pilzkörper einseitig entfernt	6	+	+	+*	+	+*	+
9. Pilzkörper beidseitig entfernt	3	—	—	—	—	—	—

Bei Läsionen innerhalb des 0,8 mm³ großen Gehirnes fallen die Lautäußerungen und Teile des Kampf- und Balzverhaltens aus, wenn a) *beide Pilzkörper* in der Zellen- und Becherregion zerstört sind und/oder b) der *Zentralkörper* ausgeschaltet wurde. Kleine Herde in diesen Hirnregionen verändern das akustische Verhalten nur für wenige Stunden nach dem Eingriff, und größere Läsionen im Bereich der lateralen Hirngebiete beeinflussen den Ablauf nur dann, wenn Teile der Pilzkörper verletzt worden sind (Tabelle 7).

Ein unbeschädigter Pilzkörper mit intakten Verbindungen zu den Sinnesorganen, zum Zentralkörper und zur Bauchganglienkette reicht

zur Steuerung des akustischen Verhaltens und zur Koordination der Singrhythmen aus. Im Grillengehirn sind demnach zwei funktionell gleichwertige Systeme vorhanden, wobei der Ausfall des einen die Tätigkeit des anderen bei der Lauterzeugung nicht beeinflußt. Mit anderen Worten: Es bestehen zwischen den beiden Pilzkörpern zumindest keine negativen Rückkoppelungen.

Früher habe ich gezeigt, daß lokale Verletzungen in diesen Hirnstrukturen unmittelbar nach dem Eingriff Lautäußerungen auslösten,

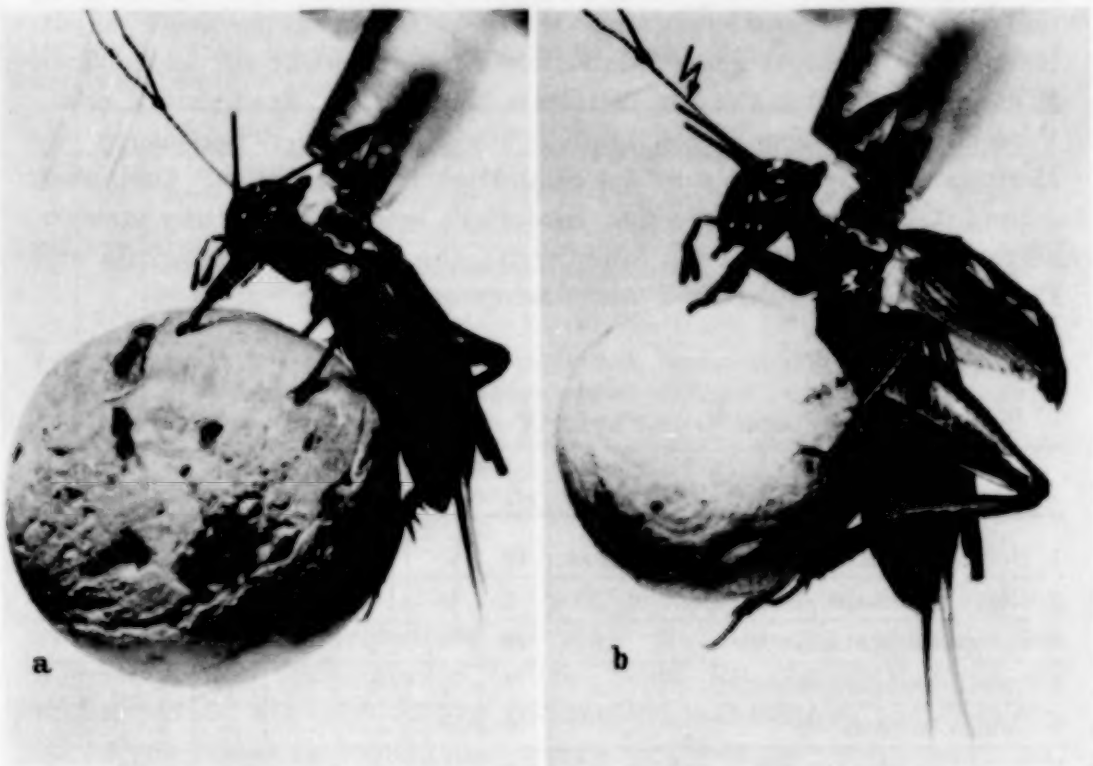


Abb. 28. Hausgrillenmännchen vor (a) und während der Reizung (b). Reaktion: gG in der typischen Körperhaltung

die häufig bis zur völligen Erschöpfung des Tieres anhielten. Diese Befunde deuten an, daß im Gehirn Hemmungsmechanismen für die Lauterzeugung vorhanden sein müssen.

Zur weiteren Aufklärung der Funktionen dieser beiden Hirnsysteme, ihrer gegenseitigen Zusammenarbeit und Einflußnahme auf die thorakalen Stellen wurde wiederum die elektrische Reizung herangezogen.

2. Ergebnisse der Reizung im Protocerebrum. 38 von insgesamt 143 im Gehirn gereizten Grillenmännchen beider Arten antworteten mit Bewegungsweisen aus dem akustischen Verhalten. Drei Gruppen von Reaktionen sind zu unterscheiden: a) Reizgesänge und Verhaltensweisen, die ihre eigene Rhythmik beibehalten und mit den gG, den RG und dem Kampfverhalten übereinstimmen. b) Hemmung der Singbewegung.

c) Lautäußerungen, die im normalen Verhalten bisher nicht beobachtet worden sind und als atypisch bezeichnet werden müssen.

a) Zirprhythmen vom Typ des gG. 12 Männchen produzierten während der Reizung einen Gesang, der in der Körperhaltung und Flügelstellung (Abb. 28) und im Lautaufbau (Abb. 29a—c) dem gG entspricht. Die Tiere hoben nach langer Latenzzeit beide Fühler parallel nach vorne an, steigerten die Atmungsfrequenz (Huber 1960), stellten die Elytren auf und begannen zu zirpen (Abb. 30). Die Singbewegung überdauerte den Reiz beträchtliche Zeit, wobei kurz nach Reizende eine Schweigeperiode (negativer Nacheffekt) eingelegt wurde. In der Abklingphase vergrößerten sich zunächst die Versabstände und später fielen einzelne Triller aus. Bei wiederholter Reizung des gleichen Hirnpunktes sank die Schwelle ab (vgl. S. 71) und aus einem ruhigen „nicht paarungsbereiten" Männchen entstand innerhalb weniger Minuten ein singfreudiges paarungsbereites Tier. In einem Fall dauerte der Reizgesang nach einer Reizzeit von insgesamt 90 sec 30 min an.

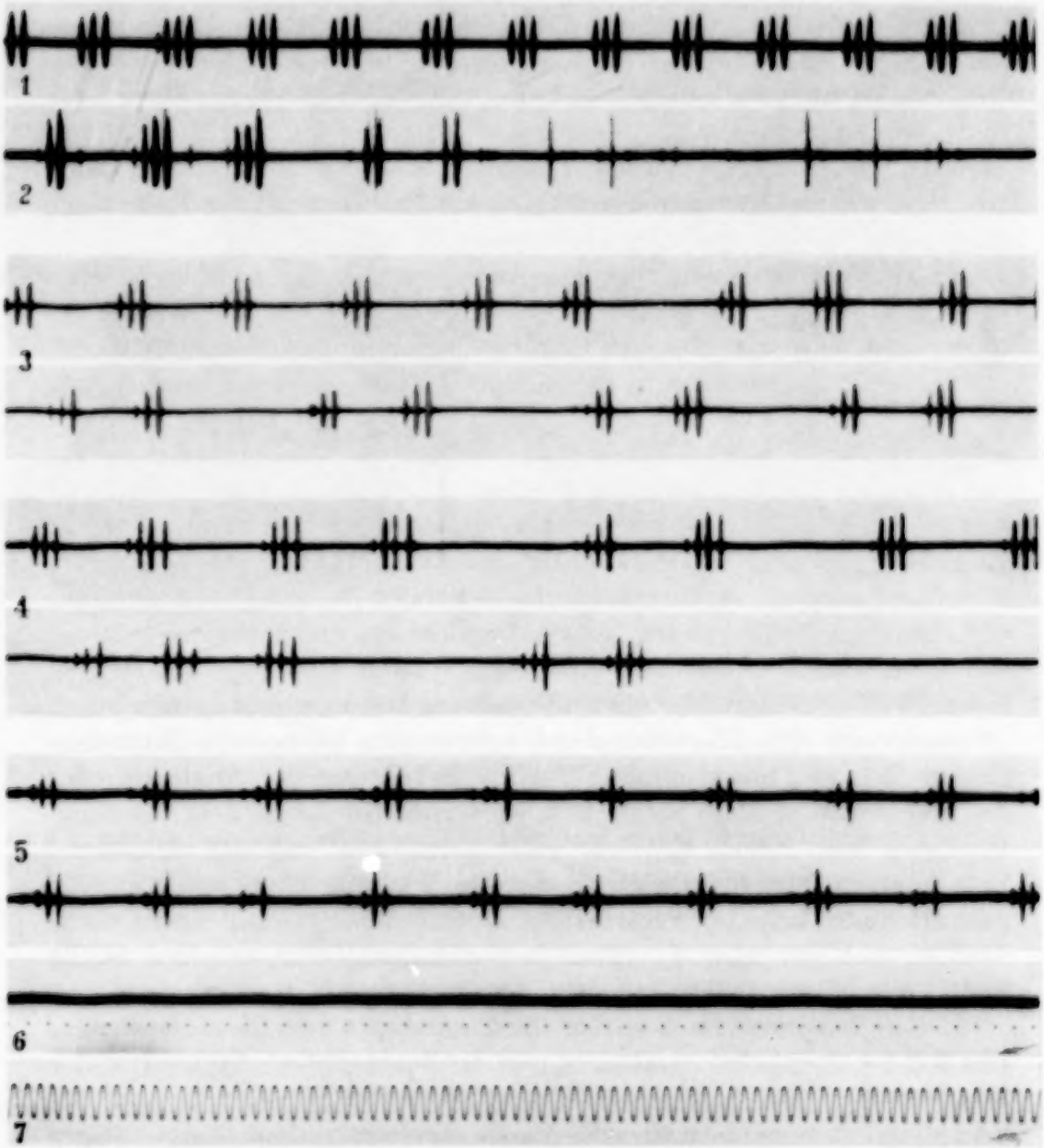
Diese Befunde lassen folgende Aussagen zu: Der elektrische Reiz muß Hirnsysteme getroffen haben, deren Aufgabe darin besteht, mehrere motorische Systeme räumlich und zeitlich zu koordinieren. Hierfür sprechen die Änderungen in der Körperhaltung, in der Fühlerstellung und der Gesang. Er muß ferner Strukturen erregt haben, die jenen nervösen Stellen vorgeschaltet sind, welche die Erregungsmuster für die thorakale Motorik zusammenstellen. Die überaus lange Latenzzeit und das träge Abklingen der Reaktion sprechen für eine Summation der Reizwirkungen und für eine koordinierte Nachentladung der beteiligten Neuronengruppen. Nachentladungen zentraler Neurone sind bekannt (vgl. Bullock 1957), es ist jedoch fraglich, ob nicht autorhythmisch tätige Nervenzellen spontan sich über solange Zeit rhythmisch entladen. Vielleicht liegt hier ein Fall positiver Rückkoppelung vor.

Auch nach dem Einstellen der Singbewegung blieben die Männchen längere Zeit in „Singstimmung". Eine Berührung der Analcerci oder der Fühlerspitzen löste sofort und wiederum für lange Zeit die Singbewegung aus. Dieses Ergebnis weist darauf hin, daß der elektrische Reiz in einem übergeordneten System zu Wirkung kam, welches nicht nur afferente Impulse verarbeitet, motorische Systeme koordiniert, sondern auch mit jenen Systemen in Verbindung steht, welche z. B. die Paarungsbereitschaft bestimmen.

b) Zirprhythmen vom Typ des Rivalengesanges und Rivalenverhalten. Der RG ist ein Verhaltenselement des Grillenkampfes. Er wird in der Regel nach einem heftigen Fühlerpeitschen ausgelöst, während des Kämpfens eingestellt und ertönt als Verfolgungslaut beim Sieger (Huber 1955, v. Hörmann 1957, Alexander 1960).

Auch dieser Gesangstyp und Teile des Kampfverhaltens konnten während der Reizung ausgelöst werden. Hierzu ein Protokoll:

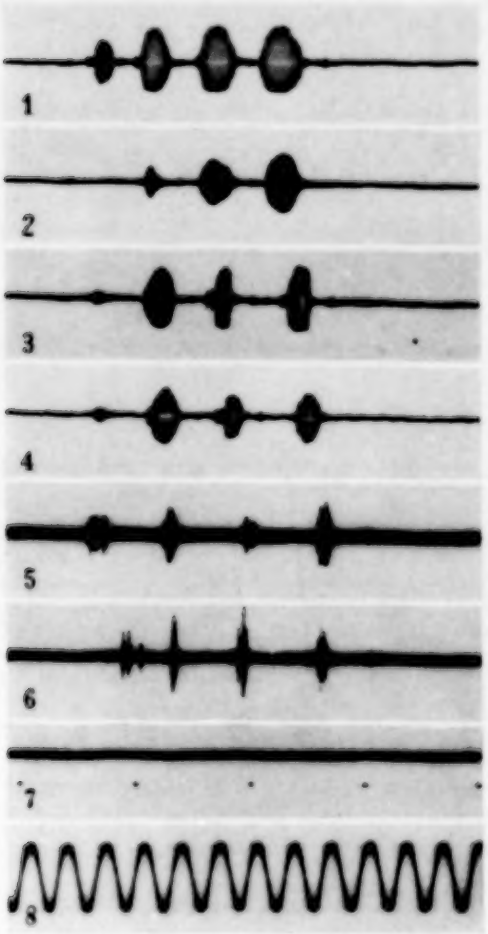
F I RZ	LZ	N	Reaktionsablauf
60 15 45	5—7	7	Steigerung der Atmungsfrequenz, Aufstellen des Körpers
	11—14		Peitschen mit den Antennen, Tempo der Bewegung nimmt zu
	13—17		Rivalengesang, Peitschen und Körperschütteln
Reizende	1—3		RG wird eingestellt, Elytren werden auf den Körper zurückgelegt
	5—13		Peitschen und Schütteln klingen ab
	85—110		Atmungsfrequenz erreicht den Ausgangswert



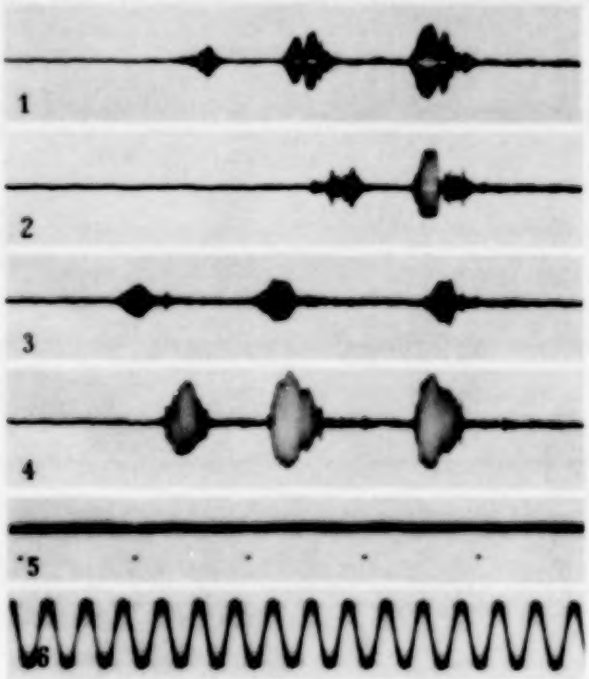
a

Abb. 29 a—c. Zirpmuster von Feld- und Hausgrillenmännchen während und nach der elektrischen Reizung im Gehirn. a Feldgrille: *1* normaler gG; *2* normaler gG und Übergang zum WG; *3—5* Reizgesänge verschiedener Männchen (Zeile 1 während, Zeile 2 nach der Reizung); *6* Impulsfrequenz (15/sec); *7* Zeitmarke 50 Hz

Ähnlich wie beim gG stimmen auch die Reiz-Rivalengesänge im Lautaufbau mit den natürlichen überein (Abb. 31 a und b). Ein Punkt muß aber erwähnt werden: Er zeigt nämlich, daß der elektrische Reiz die Umweltsituation, der sich das Männchen beim Kampf gegenübersieht, nicht vollständig nachahmen kann. Die Reizgesänge stimmen wohl im Silben- und Versaufbau überein, in der Folge der Verse bestehen aber Unterschiede. Unter natürlichen Bedingungen erzeugt das kämpfende Männchen einen meist sehr langen Anfangsvers mit 15 bis maximal



b



c

Abb. 29 b u. c. b Feldgrille: Gesänge bei erhöhter Filmgeschwindigkeit registriert. *1* Normaler gG; *2—6* Reizgesänge; *7* Reizfrequenz; *8* Zeitmarke (50 Hz). c Hausgrille: *1* Normaler gG; *2—4* Reizgesänge; *5* Reizfrequenz; *6* Zeitmarke (50 Hz)

35 Silben, dem je nach Erregung des Tieres und Reaktion des Partners, zahlreiche kurze oder allmählich kürzer werdende Verse folgen. Die Abstände sind dabei sehr verschieden. Während der Reizung reihen sich oft Verse mit gleicher Silbenanzahl in nahezu gleichen Abständen aneinander (Abb. 31). Ich vermute, daß diese Unterschiede im Rivalenverhalten auf die normalerweise rasch wechselnde, im Reizversuch hingegen konstant bleibende Erregung der verantwortlichen Hirnstrukturen zurückzuführen ist.

Die einzelnen Bewegungselemente des Kampfes setzen mit unterschiedlicher Latenzzeit ein. Die Reihenfolge ist aber ebensowenig starr festgelegt wie im Freiland. Es liegt keine Reaktionskette vor, deren Glieder nach einer Programmschaltung aktiviert werden (ALEXANDER

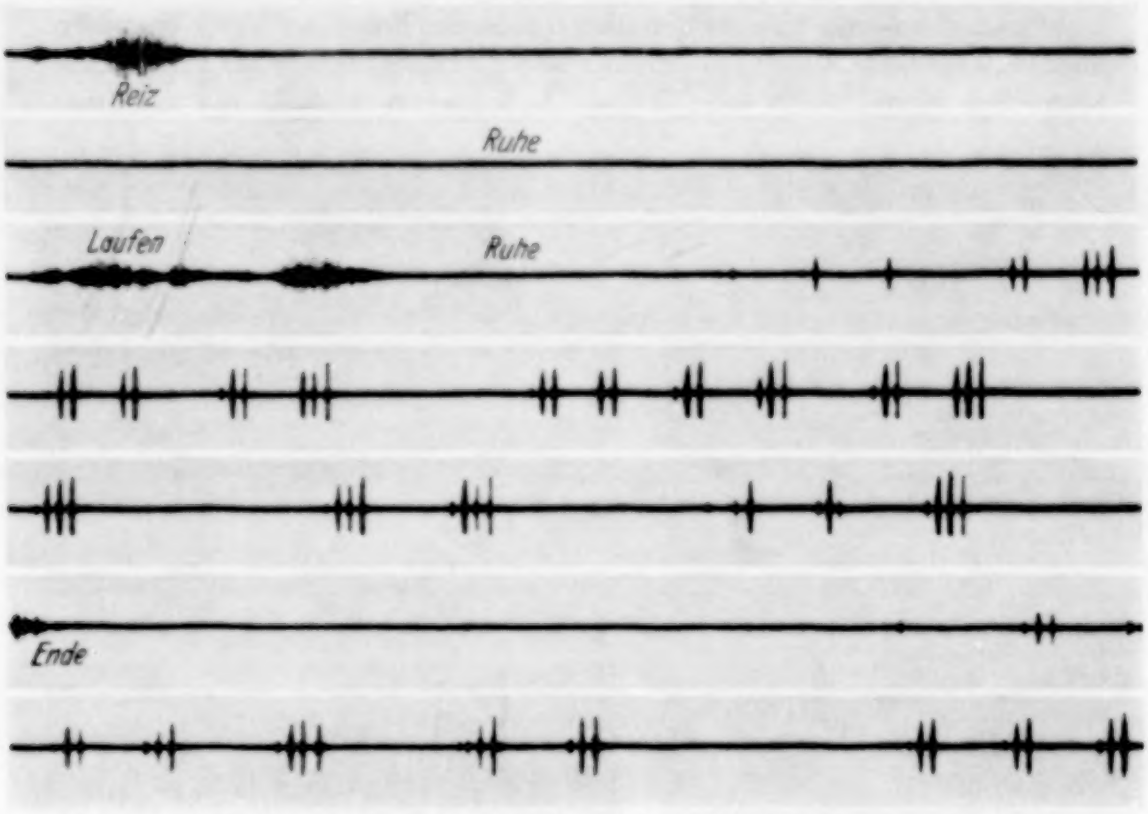


Abb. 30. Tonbandprotokoll zur Demonstration des zeitlichen Verlaufes der Reaktion. Jede Zeile entspricht einer Zeit von 4 sec

1960). Zum Unterschied vom gG klingt der ausgelöste RG sehr rasch ab, eine „Kampfstimmung" bleibt aber noch lange Zeit erhalten. Hierzu ein weiteres Protokoll:

Reiz-folge	RZ sec	LZ sec	Reaktion	Pause (in sec) zwischen Reaktion und Testreiz	Test-reiz
1	20	12	RG + Schütteln	20	RG
2	20	15	RG + Schütteln	50	RG
3	20	14	RG + Schütteln	100	—
4	5	—	—	5	—
5	10	—	—	5	RG

RZ = Reizzeit; LZ = Latenzzeit; Testreiz: Berühren des Fühlers mit einer Tastborste; Pause zwischen den einzelnen Versuchen = 5 min.

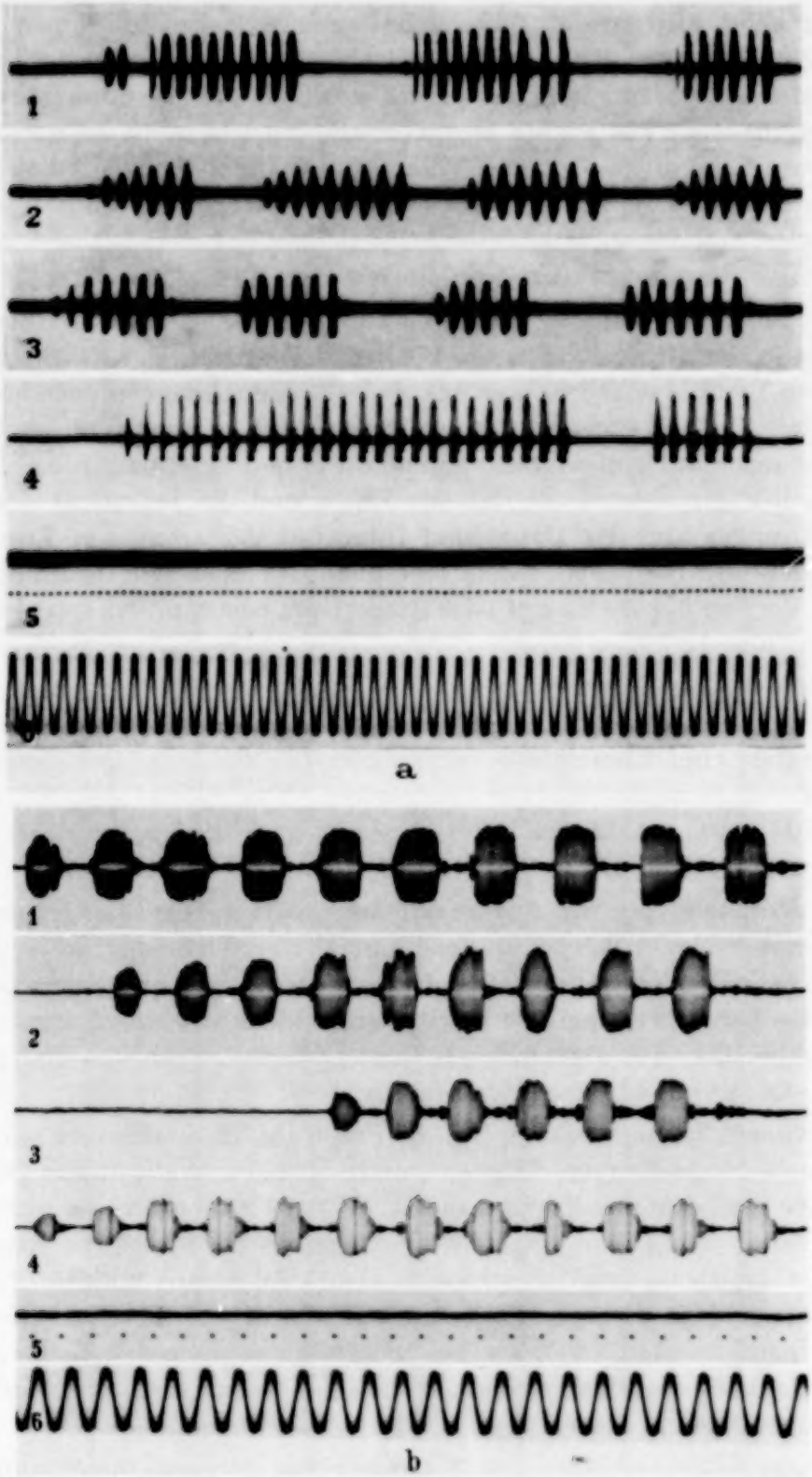


Abb. 31. Rivalengesänge der Feldgrille vor und während der elektrischen Reizung. *1* Drei Verse (a) und 1 Vers (b) des normalen RG; *2—4* Verse des Reizgesanges; *5* Reizfrequenz (60/sec); *6* Zeitmarke: 25 Hz bei *a* und 50 Hz bei *b*

Zunächst wird gezeigt, daß der RG auch nach dem Abklingen durch geringfügige Reizung der Fühler auslösbar ist und die Schwelle für das Kampfverhalten nur langsam wieder ansteigt. Selbst unterschwellige elektrische Reize können die Ansprechbarkeit des Systems auf natürliche afferente Erregungen ändern. Während der Hirnreizung fehlt der RG wegen zu kurzer Reizzeit (4+5); die Grille spricht aber auf den später folgenden Testreiz an, d. h. es muß eine Schwellenänderung durch unterschwellige Reize verursacht worden sein.

Im Freiland werden die Kampfgesänge der Männchen stets ausgelöst, dauern in der Regel solange an, bis der Gegner schweigt, flüchtet und aus dem Tastfeld des Siegers verschwindet. Kommt der Sieger in kurzem zeitlichen Abstand erneut mit einem Artgenossen in Berührung, so rivalisiert er schon auf größere Distanz und oft ohne Fühlerberührung. Beide Beobachtungen deuten an, daß die Dauer und die Intensität des RG und Kampfes von der Dauer und Intensität der afferenten Erregung abhängen, die Bereitschaft zum Kämpfen aber auch von der unmittelbaren Vorgeschichte (Kampf oder Niederlage) bestimmt wird (vgl. auch ALEXANDER 1960).

Auch bei der Hirnreizung scheinen Systeme erregt worden zu sein, die Beginn und Ende der Singbewegung kontrollieren, Systeme, die bei Reizbeginn eine Summation zeigen und die Schwelle des gesamten Kampfverhaltens für längere Zeit senken. Das Fehlen des RG nach Reizende kann auf das Fehlen der spezifischen Stimulation durch den Partner zurückgeführt werden.

c) Hemmung der Singbewegung. Ausschaltversuche haben gezeigt, daß Neurone der Pilzkörper an der Hemmung verschiedener Bewegungsweisen beteiligt sind (HUBER 1959, 1960a). Zu diesen Bewegungen gehört auch die Lauterzeugung, die bei Reizung dieser Strukturen eingestellt wird (Abb. 32). Die Dauer der Hemmung hängt neben den Reizparametern auch von dem gereizten Hirnareal ab.

In diesem Zusammenhang trat die Frage auf, ob es sich hier um eine spezifische Hemmung der Singbewegung oder um eine allgemeine Dämpfung der Aktivität des Tieres handelt. Von 10 Männchen, die während der Reizung den Gesang einstellten, drosselten acht auch die Atmung und die Laufbewegung. Neurone in den Pilzkörpern und im Protocerebrum gehören demnach 2 Systemen an, einem, das allgemein dämpft, und einem zweiten, welches bestimmte Bewegungsabläufe hemmt. Damit ist auch der Beweis erbracht, daß das Gehirn Hemmneurone für die Singbewegung enthält (vgl. S. 81).

d) Atypische Gesänge. Die 3. Gruppe von Reizreaktionen umfaßt Lautäußerungen, die keine Übereinstimmung mit den natürlichen Grillengesängen erkennen lassen. Diese Reaktionen sind wichtig für die Klärung

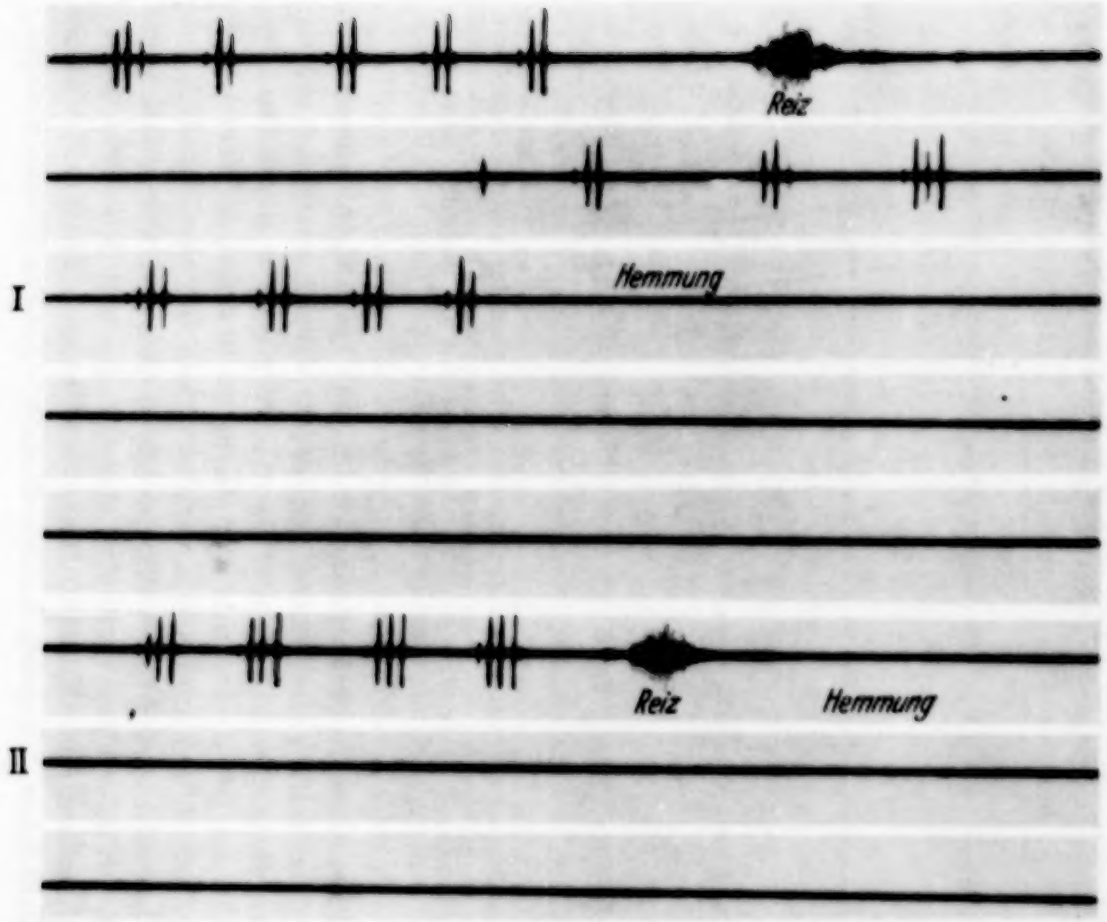


Abb. 32

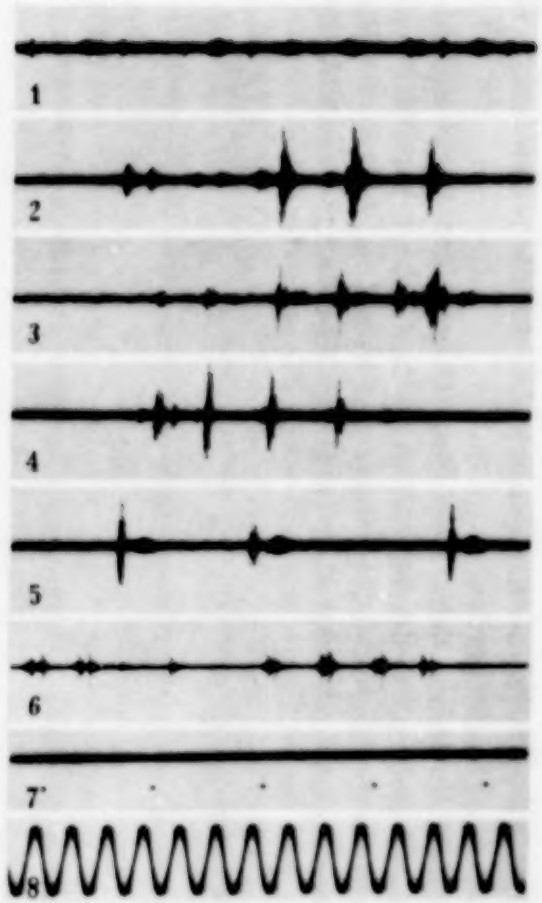


Abb. 33

Abb. 32. Tonbandprotokoll zur Demonstration der Singhemmung. Bei *I* setzt die Hemmung wegen geringerer Reizintensität später ein als bei *II*

Abb. 33. Beispiele für atypische Gesänge bei Feldgrillen während elektrischer Reizung in der Region des Zentralkörpers. *1—6* Gesänge verschiedener Männchen; *7* Reizfrequenz (15/sec); *8* Zeitmarke 50 Hz

jener Frage, wo im ZNS die Erregungsmuster für die Silben und Versfolge zusammengestellt werden.

Die Männchen hoben beim atypischen Gesang ihre Deckflügel nur wenig an und stellten die dorsalen Flügelflächen nahezu parallel. Beim Singen wurden die Elytren mit geringer Amplitude und höherer Schlagzahl ein- und auswärtsbewegt als beim normalen Gesang. Es entstanden

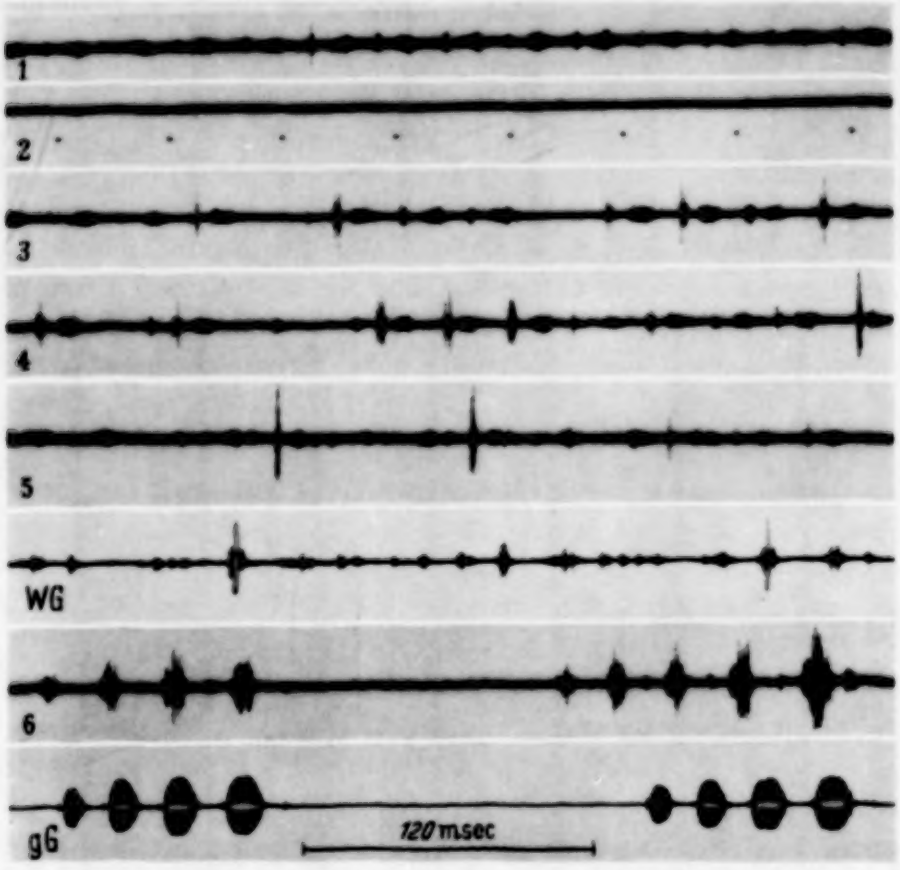


Abb. 34. Ausschnitte aus einem atypischen Gesang der Feldgrille zur Demonstration des Lautmusters während der Reizung (*1*) mit 15 Impulsen je Sekunde (*2*) und der Abänderung des Musters nach Reizende. *3* = 25 sec später; *4* = 60 sec später; *5* = 120 sec später; *WG* normaler Werbegesang zum Vergleich; *6* = 180 sec später; *gG* normaler gewöhnlicher Gesang zum Vergleich

zum Teil kontinuierliche Laute und zum Teil Lautfolgen mit unregelmäßigen Abständen zwischen den „Silben". Abb. 33 zeigt, daß bei den atypischen Gesängen nahezu alle Parameter geändert sind. Das Frequenzspektrum ist breiter und vor allem nach höheren Werten verschoben. Die Silben sind stark verkürzt, was für den Anstrich nur weniger Lamellen spricht; die Silbenfolge ist dagegen wesentlich höher und liegt mit 45—60/sec weit über der das gG und RG (20—30/sec). Man kann jedoch ohne Filmaufnahmen und genaue Analyse der Laute nicht entscheiden, ob jeder Lautstoß einer einzigen Flügelbewegung

entspricht oder ob der schwingende Deckflügel die Kante mehrmals berührt.

Die atypischen Gesänge sind aber nicht mit der Reizfrequenz synchronisiert, d. h. nicht jeder Stromstoß führt zu einer Entladung im ganzen System. Nach der Latenzzeit können 2 Gruppen unterschieden werden: Gesänge, die unmittelbar bei Reizbeginn einsetzen und schnell — manchmal schon während der Reizung — abklingen und solche, die sehr träge in Gang kommen und den Reiz außerordentlich lange überdauern (Abb. 34). Bei dieser 2. Gruppe wird die Silbenfolge in der Abklingphase mehrfach geändert und das Tier fällt schließlich in eine Rhythmik zurück, die große Ähnlichkeit mit dem WG und dem gG hat.

Tabelle 8. *Verteilung und anatomische Zuordnung der Reizstellen*

NZ = Nervenzellgebiete; Ba = Bahnen; NP = Neuropilem; AG = atypischer Gesang; H = Singhemmung; Ziffern mit * = keine eindeutige Zuordnung des Punktes zu der vorne genannten Struktur.

Reizort	NZ	Ba	NP	gG	RG	AG	H
Afferente Zonen							
1. Tractus olf.-globularis		+			2		2
2. Rand des Cauliculus		+	+	2			
3. Rand des Bechers		+	+		1*		3
Zentrale Zonen							
1. Zellsystem der Pilzkörper	+						3
2. Pedunculus-Balken		+		4			2
3. Cauliculus		+		4	1		
4. Balkenrand		+	+	2*		3	
5. Zentralkörper-Brücke			+			5	
6. Kaudales Neuropilem absteigende Bahnen		+	+			4	

Die Schlußfolgerungen aus diesen Ergebnissen sind folgende: Hier muß ein Hirnsystem gereizt worden sein, das in engster Beziehung zur Bildung der Erregungsmuster für die Silben- und Versfolge steht. Es kann sich aber nicht um Neurone handeln, die dem Reiztakt folgen, d. h. jeden Reizimpuls in eine Flügelbewegung übersetzen, sondern um Elemente, die vorgeschaltet sind und in ihrer normalen Entladung gestört werden. Der thorakale Apparat spricht auch auf solche Erregungen an und ist daher nicht auf eine bestimmte Form der Modulation eingestellt.

Die obere Grenze der Zirpfrequenz liegt höher als bei den normalen Gesängen, das System arbeitet demnach unter normalen Bedingungen nicht mit der maximal möglichen Frequenz. Über die Ursachen der Abänderung des atypischen Gesanges in der Abklingphase soll in der Diskussion gesprochen werden.

3. Lokalisation der Reizstellen. Während die Reizpunkte für die Regulation der Atmung und der lokomotorischen Aktivität (Huber 1959, 1960) nicht auf bestimmte anatomisch charakterisierte Bezirke des Protocerebrums beschränkt sind, liegen die 38 Stellen, welche das akustische Verhalten beeinflussen, im Bereich *beider Pilzkörper, ihrer*

Verknüpfungsorte mit den afferenten Bahnen der zentralen optischen und antennalen Region, in der Region des *Zentralkörpers* und der

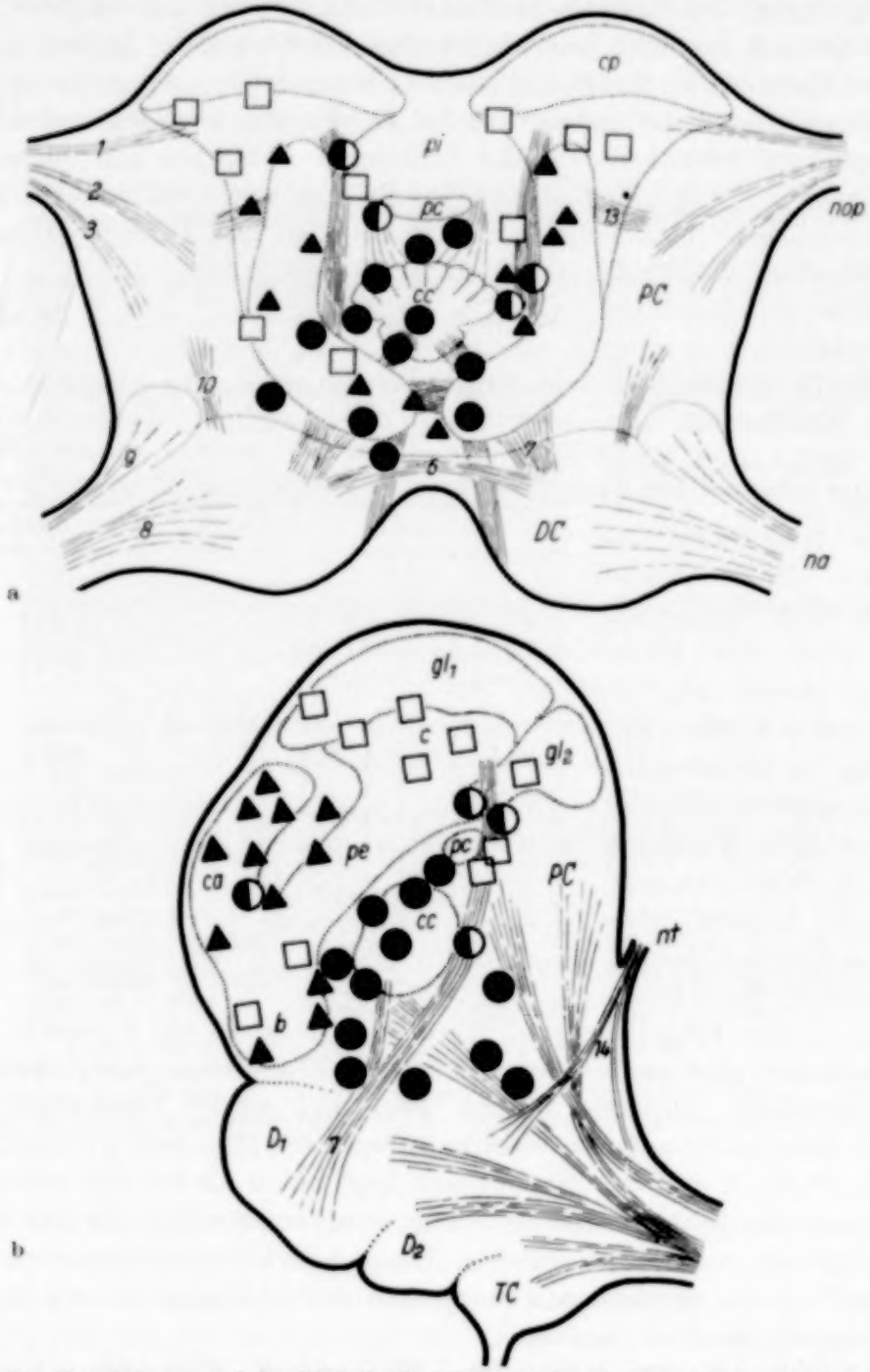


Abb. 35. Frontal- (a) und Sagittalschnitt (b) durch das Gehirn mit den Reizstellen für gG (▲), RG (◐), Singhemmung (□), und atypischen Gesang (●). Weitere Zeichenerklärung in Abb. 17

Übertragungsstellen beider Systeme zum Bauchmark. In Tabelle 8 sind die Orte nach anatomischen Gesichtspunkten geordnet, die Abb. 35a und b zeigen ihre Verteilung auf dem Frontal- und Sagittalschnitt.

Diese Befunde decken sich mit den Ergebnissen früherer Ausschaltversuche (HUBER 1955). Es besteht heute kein Zweifel mehr, daß *Pilz- und Zentralkörper* im 1. Hirnabschnitt *der Grillen und Feldheuschrecken* (HUBER 1955, 1960b) *als übergeordnete nervöse Stellen die Lauterzeugung der Männchen steuern.*

Schlußfolgerungen und Diskussion der Ergebnisse

A. Lokomotion

Reiz- und Ausschaltversuche im Gehirn und im Nervensystem der Grillen haben erneut bestätigt, daß die Kopfganglien Kontrollsysteme für die Lokomotion enthalten und Teile des Gehirns zusammen mit den Kopfsinnesorganen an der Steuerung der Laufrichtung beteiligt sind. Sowohl Hemmungs- als auch Aktivierungsareale konnten lokalisiert werden.

ROEDER (1937, 1953) gibt eine schematische Darstellung von der Zusammenarbeit des Gehirnes mit dem USG bei der Kontrolle der Lokomotionsaktivität (Abb. 36a). Er sieht in der Hemmung die entscheidende Funktion des Gehirnes und unterscheidet 2 Hemmungsmechanismen: a) eine gegenseitige Hemmung der beiden protocerebralen Ganglien (*1*) und b) eine Dämpfung der Aktivität des USG durch das Gehirn (*2*). Der Gegenspieler des Gehirns ist demnach das USG. In dieses Schema lassen sich alle bis heute bekannten Befunde über die Kontrolle der Lokomotion einordnen, sofern sie aus gröberen Ausschaltversuchen gewonnen wurden. Zur Deutung der Ergebnisse der Reizung und Koagulation bei den Grillen muß dieses Schema erweitert und vervollständigt werden (Abb. 36b).

Übereinstimmend mit ROEDER stellte ich fest, daß auch bei den Grillen Bereiche der protocerebralen Ganglien (Pilzkörper) die Laufbewegung hemmen. Es gibt aber noch eine andere Hirnstelle, den Zentralkörper, der keine Hemmneurone enthält, und bei Reizung die Lauf- und Sprungaktivität nach kurzer Latenzzeit anregt. Im Grillengehirn existieren daher zwei gegeneinander arbeitende Systeme; wird eines ausgeschaltet, so setzt sich der Einfluß des anderen für längere Zeit durch. Bei Berücksichtigung dieses Sachverhaltes läßt sich heute folgender Funktionszusammenhang aufstellen: Die zum USG gelangenden Kontrollimpulse (*2'*) stammen von 2 Systemen. Betrag und Vorzeichen (= Stärke der augenblicklichen Hemmung oder Aktivierung) hängen von der Dominanz eines der beiden Hirnsysteme ab. Diese Impulse stellen die Eingangsgröße für die Neurone des USG dar, die ihrerseits den Erregungsgrad der motorischen Stellen in den Thorakalganglien steuern. Ob es daneben noch eine unmittelbare Hemmung der Motoneurone durch Hirnstellen gibt, ist ungeklärt. Für die Deutung der Aktivitätsminderung nach Ausfall des Zentralkörpers

ist die Annahme dieser zusätzlichen Hemmung nicht erforderlich. Die beiden vorwiegend aktivierenden Stellen — Zentralkörper und USG — scheinen sich in ihrer Wirkung zu addieren, da nach dem Ausfall des Zentralkörpers die Lokomotion weit weniger und nur vorübergehend gedrosselt wird.

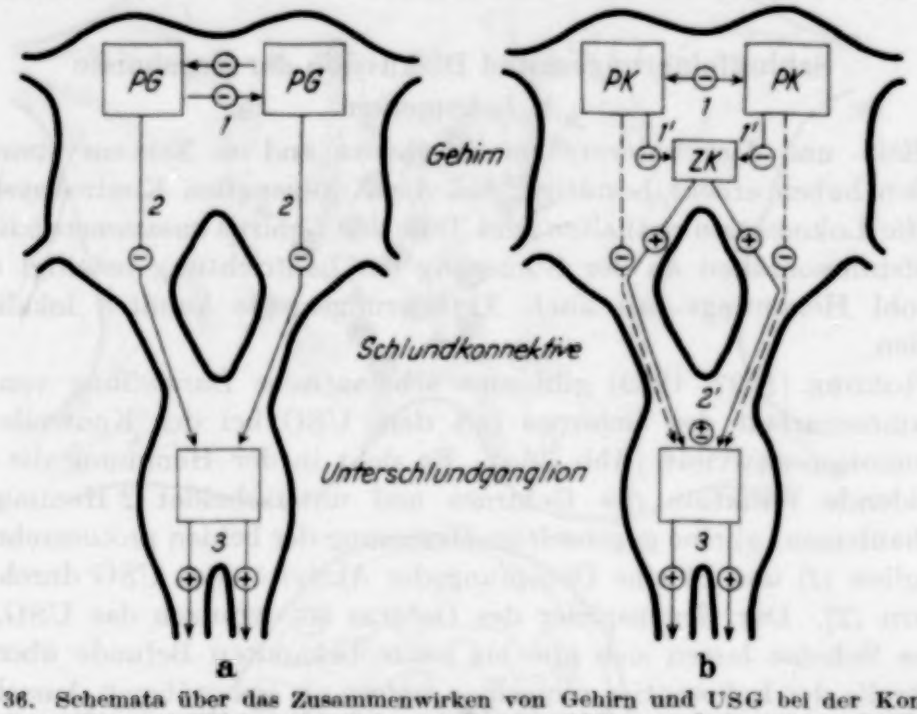


Abb. 36. Schemata über das Zusammenwirken von Gehirn und USG bei der Kontrolle der Lokomotionsaktivität von *Mantis* (*a* nach ROEDER 1953 verändert) und von *Gryllus* (b). *PG* protocerebrale Ganglien mit kontralateraler Hemmung (*1*); *PK* Pilzkörper mit kontralateraler Hemmung (*1*); *ZK* Zentralkörper wird von den Pilzkörpern gehemmt (*1'*); *2* homolaterale Hemmung des USG (a); *2'* Steuerung der Tätigkeit des USG durch hemmende und aktivierende Impulse von *PK* + *ZK*; *3* Steuerung der motorischen Systeme im Thorax

Diese Vorstellung ist natürlich experimentell noch zu beweisen. Die folgenden Versuche können weiterhelfen: Es muß elektrophysiologisch geprüft werden, ob bei Reizung der Pilzkörper im Gebiet des Zentralkörpers die Aktivität der Neurone herabgesetzt wird und in welcher Form die Aktivität des USG sich ändert.

B. Drehtendenz

Wesentlich schwieriger zu deuten sind die Ergebnisse über die Steuerung der Laufrichtung. BETHE (1897) und nach ihm andere stellten fest, daß bei vielen Arthropoden jede Hirnhälfte den Erregungszustand der motorischen Zentren im Thorax und über sie den Tonus der Muskulatur kontrolliert. Der nach einseitiger Ausschaltung der Kopfsinnesorgane und der zugehörigen Sinneszentren resultierende Kreisgang zur intakten Seite soll durch den Ausfall der afferenten Erregung auf einer Seite ausgelöst und durch die Tonussenkung auf der operierten Seite — sozusagen passiv — bedingt sein. Dagegen sprechen alle Untersuchungen über die Beinstellung und Bewegung während des Kreisens (BALDUS 1927; v. HOLST 1935; ROEDER 1937; HUBER 1955). Jedes der

6 Beine ändert nach einseitiger Ausschaltung des Gehirnes gesetzmäßig seine Stellung; jedes führt eine in Amplitude und Richtung von dem anderen abweichende Schreitkurve durch. Die Beine erhalten also unterschiedliche Befehle. Der Kreisgang ist somit keine Folge einer Störung der Beinkoordination, sondern Ausdruck einer geänderten Steuerung durch das Gehirn. Das gleiche gilt auch für die Drehbewegung während lokaler Hirnreizung.

Ein anderer Punkt betrifft die Mitwirkung der Afferenz an der Steuerung der Drehbewegung. Die Grillen — nicht die Feldheuschrekken — weichen nach einseitiger Ausschaltung der Augen, Ocellen und Antennen *nicht* von der normalen Laufrichtung ab. Eine Drehbewegung ist erst dann zu beobachten, wenn größere Abschnitte der zentralen optischen und antennalen Region zerstört worden sind. Aber auch hier nimmt der Durchmesser der gelaufenen Kreise langsam zu, d. h. die induzierte Abweichung kann allmählich kompensiert werden. In diesen Gebieten liegen auch die Reizpunkte für ipsi- und kontraversives Wenden. Dabei muß aber der Ausfall eines solchen Gebietes nicht notwendig Anlaß zur Gegendrehung sein. Betrag und Richtung der Drehbewegung hängen somit von dem Erregungszustand zahlreicher Hirnstellen ab.

Die Afferenz scheint bei den Grillen — im Gegensatz zu *Mantis* (Roeder 1937) und vielen Heuschrecken — keinen dauernden Einfluß auf diese Hirnstellen auszuüben. Wäre er vorhanden, so müßte das Tier nach einseitiger Ausschaltung entsprechend abweichen. Die Aufgabe der Kopfsinnesorgane besteht vielmehr darin, bei der Orientierung und im Verhalten die Erregungssymmetrie im Gehirn kurzfristig zu verschieben, entweder durch zusätzliche Aktivierung oder durch Hemmung. Die spontanen Wendebewegungen teilweise desafferentierter Tiere sind Ausdruck des labilen Zustandes dieses Kontrollsystems und stehen unter dem Einfluß bisher unbekannter zentraler Faktoren.

Obgleich in jeder Hirnhälfte Systeme vorhanden sind, die eine Drehbewegung nach beiden Seiten induzieren, ist das Tier dennoch unfähig, nach der Ausschaltung einer Hälfte den Kreisgang zur intakten Seite zu kompensieren. Dies kann daran liegen, daß jetzt die steuernden Impulse einer Hälfte nicht mehr auf die Gegenseite übertragen werden können.

Ich habe von einer quantitativen Zusammenarbeit großer Teile des Gehirnes bei der Steuerung der Laufrichtung gesprochen. Die Art dieser Zusammenarbeit ist noch ungeklärt. Auch hier gibt es Versuche, die weiterführen können. Es wird zunächst eine Hirnstelle aufgesucht, die eine Richtungsänderung nach einer Seite auslöst und dann eine zweite, welche die Gegenrichtung induziert. Bei gleichzeitiger Reizung beider Stellen mit unterschiedlicher Reizstärke können Betrag und Richtung der Drehbewegung Rückschlüsse auf die Art der Verrechnung der Daten zulassen.

Die häufig beobachtete Gegendrehung des Tieres nach Reizende bedarf noch der Diskussion. Wir dürfen annehmen, daß die steuernden Hirnstellen ständig Impulse zum USG und zu den motorischen Zentren im Thorax leiten. Bei der elektrischen Reizung eines dieser Systeme geschieht im Grunde nichts anderes wie bei einer afferenten Erregungszufuhr von einem Sinnesorgan: es wird für einige Zeit das Erregungsgleichgewicht verschoben. Elektrophysiologisch hat man zeigen können (BULLOCK 1957 u. a.), daß zentrale Neurone nach einer aufgezwungenen Steigerung oder Verminderung ihrer Entladungsfrequenz in der poststimulatorischen Phase kurzfristig im Gegensinne reagieren und erst langsam auf den Ausgangszustand zurückkehren. Trifft dies auch in unserem Falle zu, so überwiegt nach Reizende für kurze Zeit die Erregung des anderen Teilzügels und die Reaktion schlägt um. Die Pendelbewegungen der Fühler und die Gegendrehung des Tieres wären danach der sichtbare Ausdruck des zeitlichen Verlaufes der Neueinstellung des Erregungsgleichgewichtes und abhängig von der Dauer und Stärke der Nachentladung der beteiligten Neuronengruppen.

C. Singbewegung und akustisches Verhalten

1. Mesothorakalganglion

Es wurde durch Ausschaltversuche festgestellt, daß das 2. Thorakalganglion isoliert vom Gehirn nicht fähig ist, eine normale Singbewegung anzuregen. Es beherbergt aber alle Neurone und die Schaltung zur Koordination der 28 Singmuskeln. Das thorakale System muß nach den Ergebnissen folgende Bedingungen erfüllen:

Es kann isoliert von allen anderen Ganglien durch periphere Reizung der Sinneshaare an der Elytrenbasis oder durch lokale Erregung im Neuropilem die Singmuskeln beider Seiten geordnet in Tätigkeit setzen. Der Apparat besitzt rhythmische Eigenschaften, da die Elytrenbewegung nicht dem Takt der Reizfrequenz folgt. Die Hirnerregung auf einer Konnektivbahn reicht zur Steuerung und Modulation der Singbewegung aus, d. h. Impulse auf dieser Bahn müssen im Ganglion zu den funktionell gleichwertigen Motoneuronen geleitet werden. Die Erregungsverteilung wird nach Halbierung des Ganglions unterbunden. In diesem Zustand ist das System so geschädigt, daß trotz intakter Konnektivbahn und intakter einseitiger peripherer Innervation der Flügel nicht mehr zum Zirpen oder Fliegen angehoben und entsprechend bewegt werden kann. Das Mittelbein kann beim Laufen kurzfristig in den normalen Gangrhythmus eingeschaltet werden.

Abb. 37a und b zeigen 2 Möglichkeiten der Verknüpfung der thorakalen Neurone zur Deutung der Ergebnisse. Im 1. Fall werden die im Gehirn gebildeten und zum Mesothorax übertragenen Erregungen auf Konnektivfasern geleitet, deren Ausläufer in den Dendritennetzen der

Motoneurone beider Ganglienhälften enden. Diese Verknüpfung sichert die Erregungsverteilung auch nach dem Ausfall einer Konnektivbahn. Anatomisch ist eine solche Verbindung möglich. Es ist ferner anzunehmen, daß die für geordnete Flügelbewegung auf einer Seite notwendigen Motoneurone untereinander gekoppelt sind. Man sollte daher nach der Halbierung des Ganglions eine Flügelbewegung erwarten, da der Motoneuronkomplex die Hirnerregung aufnehmen kann. Das Ergebnis zeigt, daß ein solcher Apparat nicht mehr arbeiten kann, obgleich die Konnektivfasern und die periphere Innervation intakt geblieben sind. Daher ist eine Koppelung zwischen beiden Ganglienhälften zu fordern, deren Aufgabe darin besteht, die Tätigkeit beider Hälften aufeinander abzustimmen. Jedes Motoneuron erhält 2 Informationen, eine via Konnektivfaser, die andere von Neuronen der Gegenseite. Die erste bestimmt den Einsatz, die Dauer und den Rhythmus der Entladung, die zweite gibt Auskunft über den augenblicklichen Erregungszustand der zugeordneten Elemente. Wenn das thorakale System nur aus diesen beiden miteinander gekoppelten Motoneurongruppen besteht, so müssen diese sich rhythmisch und unabhängig von anderen Systemen entladen können.

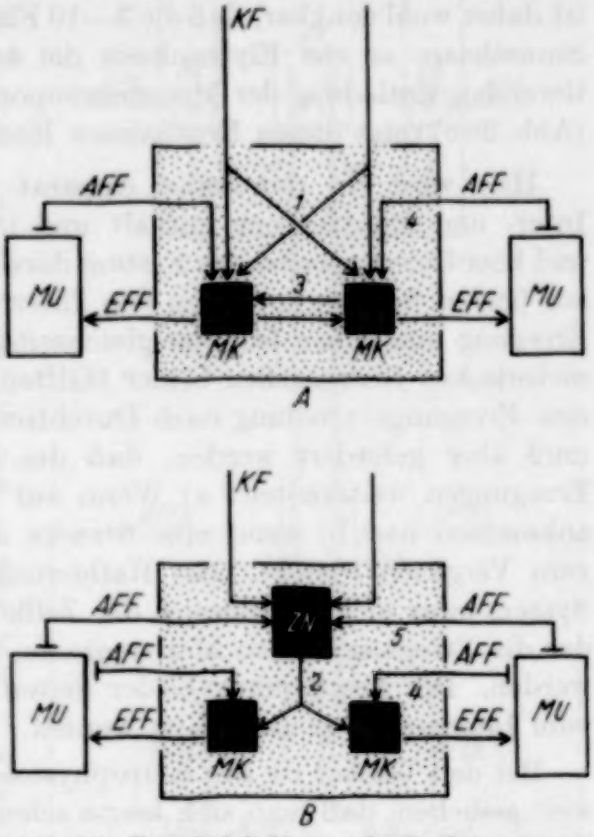


Abb. 37. Zwei Möglichkeiten des Funktionszusammenhanges der thorakalen Neurone bei der Koordination der Singbewegung. *KF* Konnektivfasern übermitteln die Hirnimpulse an das Zwischenneuronsystem (*ZN*) oder direkt an die Motoneurone (*MK*). *1* Faserüberkreuzung; *2* Erregungsverteilung durch Zwischenneurone; *3* Koppelung der Motoneurone in beiden Ganglienhälften; *4* afferente Kontrolle des Bewegungsablaufes (Rückkoppelung zum Motoneuron); *5* afferente Kontrolle des Bewegungsablaufes (Rückkoppelung zum Zwischenneuron); *EFF* Efferenz; *MU* Muskulatur; *AFF* Afferenz. Weitere Erklärung im Text

Man hat nun in den Thorakalganglien von Krebsen und Insekten motorische Nervenzellen gefunden, die ständig Impulse zur Muskulatur senden und den Tonus aufrechterhalten (Roeder 1955; Weiant 1958). Es ist aber hier und in anderen Fällen ungeklärt, ob die Motoneurone auch isoliert von vorgeschalteten Interneuronen spontan tätig sind.

Andererseits weiß man durch die Untersuchungen von Eccles (1953, 1957), Wiersma u. Mitarb. (1952—1959), daß Motoneurone von Vertebraten und Krebsen durch einzelne präsynaptische Impulse von Interneuronen zu einer wiederholten Entladung angeregt werden können. Es ist daher wohl denkbar, daß die 3—10 Flügelbewegungen bei Reizung der Sinneshaare an der Elytrenbasis die Antwort einer kurzfristigen repetierenden Entladung der Motoneuronpopulationen sind. Das 2. Schema (Abb. 36b) trägt diesen Ergebnissen Rechnung.

Hier wird ein thorakaler Apparat postuliert, der an Elementen Inter- und Motoneurone enthält und in dieser Form ein rhythmisch und koordiniert arbeitendes System darstellt. Die Hirnimpulse gelangen auf beiden Bahnen zuerst zu den Interneuronen, diese verarbeiten die Erregung und geben Impulse gleichzeitig und im gleichen Takt an die motorischen Nervenzellen beider Hälften. Das System sichert ebenfalls eine Erregungsverteilung nach Durchtrennen einer Konnektivbahn. Es muß aber gefordert werden, daß die Interneurone in 2 Situationen Erregungen weiterleiten: a) Wenn auf beiden Bahnen gleiche Daten ankommen und b) wenn eine Strecke ausfällt und keine Möglichkeit zum Vergleich besteht. Bei Halbierung des Ganglions würde dieses System zwar nicht im Bereich der Zellkörper, wohl aber in der Region der die Erregung zu den Motoneuronen leitenden Fasern unterbrochen werden. Die Abstimmung beider Seiten könnte durch Rückkoppelung zum Interneuron gewährleistet werden.

Bei den Grillen ist die neurophysiologische Analyse noch nicht so weit gediehen, daß man sich heute schon für eine der beiden Möglichkeiten entscheiden könnte. Bei den Singzikaden scheint die 2. Schaltung den Sachverhalt wiederzugeben. Hier besteht der Lautapparat aus 2 Trommelmuskeln, die den Schalldeckel bewegen. Jeder Muskel wird von einem Motoneuron innerviert. Die gesangsauslösende Erregung wird aber zunächst auf Interneurone übertragen, die mit einer konstanten Entladungsfrequenz von 200 Impulsen je Sekunde antworten. Diese Impulse erregen beide Motoneurone in streng alternierender Folge mit einer Frequenz von 100/sec (Hagiwara und Watanabe 1956). Die Ursache und der Mechanismus für die alternierende Antwort sind noch nicht geklärt.

II. Gehirn

Ich habe früher erwähnt, daß nur bestimmte Sinnesorgane als Empfangsstellen für gesangsauslösende und hemmende Reize in Frage kommen: Antennen (WG + RG), Hörorgane (RG + gG ?), Analcerci (Warngesang + WG), Rezeptoren im Bereich des männlichen Begattungsapparates (gG + WG). Was weiß man über die Verbindungen

dieser Sinnesorgane mit dem Gehirn, wie weit sind die Bahnen der Erregungsleitung bekannt und in welcher Weise lassen sich die Ergebnisse der Hirnreizung einordnen? Diese Fragen sollen nachstehend diskutiert werden (Abb. 38).

1. Afferente Systeme. Die Antennen sind die wichtigsten Tastsinnesorgane der Grillen. Die zahlreichen Tastborsten auf den einzelnen Geißelgliedern werden von je einer Sinneszelle versorgt; die Neuriten dieser Zellen treten im proximalen Teil der Antenne zu dem sensorischen Nerven zusammen, der in den frontalen Lappen des Deutocerebrums einstrahlt. Hier enden die Ausläufer des Nerven in zahlreichen Glomeruli. Die afferente Erregung kann im Deutocerebrum auf 3 Systeme übertragen werden: auf die Motoneurone, welche die 4 Muskeln der gleichseitigen Antenne innervieren, auf Neurone der Antennenkommissur, die eine Erregungsausbreitung zur anderen Deutocerebralhälfte sichern und auf Fasern des Tractus olfactorio-globularis, der eine Impulsübertragung zu den Pilzkörpern und zum Zentralkörper ermöglicht.

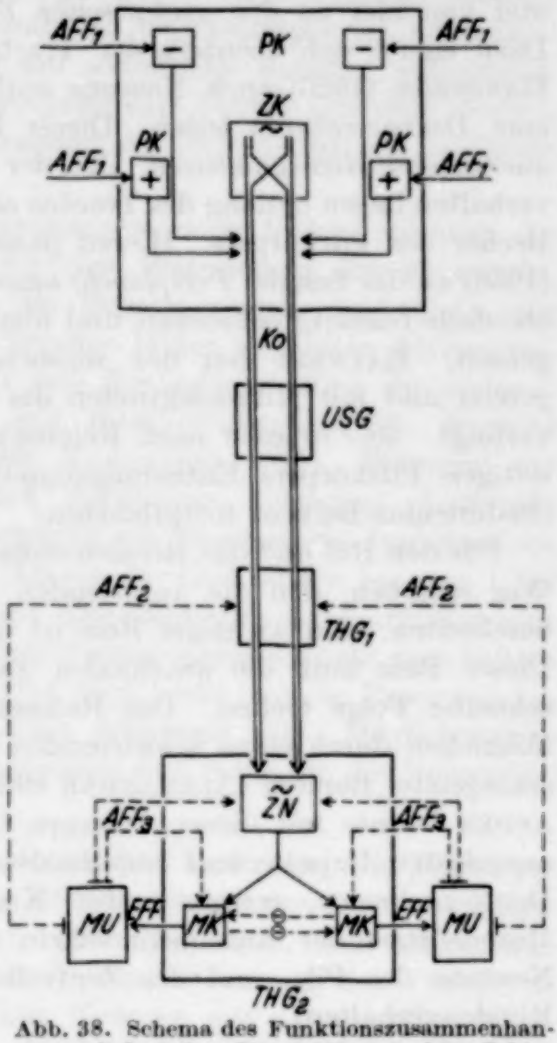


Abb. 38. Schema des Funktionszusammenhanges zwischen den Sinnesorganen, dem Gehirn und dem 2. Thorakalganglion bei der Lauterzeugung der Grillen. AFF_1 Afferenzen zur Auslösung und Hemmung der Gesänge; AFF_2 akustische Afferenz zur Stimulation der Singtätigkeit und zur Auslösung bestimmter Gesänge; AFF_3 Kontrollafferenzen der Singbewegung; *PK* Pilzkörper mit Auslöser- und Hemmstellen für die Singbewegung und einzelne Gesangsmuster; *ZK* Region des Zentralkörpers ist verantwortlich für die Zusammenstellung der Erregungsmuster der Silben- und Versfolge der Gesänge; *KO* Konnektivbahnen übertragen die Impulse zum Thorax (Überkreuzung nur im Zentralkörper). Weitere Erklärung des thorakalen Apparates s. Abb. 37. *USG* Unterschlundganglion; *TH.G* 1. und 2. Thorakalganglion; ~ = rhythmisch tätige Bezirke

Noch fehlt die elektrische Reizung des sensorischen Antennennerven und des frontalen Lappen. Das den Kampf der Männchen einleitende Fühlerpeitschen spricht aber für eine Erregungsübertragung zu den motorischen Kernen beider Seiten. Nach Ausschaltung des Protocerebrums können die Fühler noch geputzt werden (Huber 1959), Peitschen

und Nachbalzvibrieren fehlen. Die Impulse von den antennalen Sinnesorganen müssen daher in den protocerebralen Strukturen verarbeitet und von hier zu den motorischen Systemen rückübertragen werden. Dazu eignet sich ebenfalls der Tractus olfactorio-globularis, der nach HANSTRÖM (1928) auch Neurone enthält, die Erregungen vom Proto- zum Deutocerebrum leiten. Dieser Faserzug gehört zu den gesangsauslösenden Hirnstrukturen. Drei der 4 Reizstellen für RG und Rivalenverhalten liegen entlang des Tractus oder an seiner Eintrittsstelle in den Becher des Pilzkörpers. Hierzu passen die Ergebnisse von MAYNARD (1956) an der Schabe *Periplaneta americana*. Bei ihr ist diese Hirnbahn ebenfalls mächtig entwickelt und übereinstimmend mit der der Grillen gebaut. MAYNARD hat den sensorischen Antennennerven elektrisch gereizt und mit Mikroelektroden die Erregungsausbreitung im Gehirn verfolgt. 40—70 msec nach Reizbeginn traten im Becher des gleichseitigen Pilzkörpers Entladungsimpulse auf, die sich im Stielsystem (Pedunculus-Balken) fortpflanzten.

Für den RG und das Rivalenverhalten der Grille läßt sich daher ein Weg angeben, den die auslösenden Impulse innerhalb des Gehirnes beschreiten. Ein wichtiger Reiz ist das Fühlerpeitschen des Partners. Dieser Reiz muß die antennalen Tastsinnesorgane mehrfach und in schneller Folge treffen. Das Reizmuster kann bei kampfgestimmten Männchen durch einen schwirrenden Pinsel (HUBER 1955) oder durch schlagende Borsten (ALEXANDER 1960) nachgeahmt werden. ALEXANDER konnte mit dieser Attrappe Grillenmännchen „besiegen". Die ausgelösten Impulse und Impulssalven gelangen in beide Hälften des Deutocerebrums, erregen unter Kontrolle des Protocerebrums die Motoneurone der Antennenmuskeln (Peitschen des Männchens) und Neurone des Pilz- und des Zentralkörpers (Auslösung von RG und Rivalenverhalten).

Auch der WG kann durch antennale Impulse ausgelöst werden; das afferente Impulsmuster sollte jedoch quantitativ verschieden von dem des RG sein. Außerdem müssen die auslösenden Hirnstellen noch Impulse von Rezeptoren im Bereich des Begattungsapparates empfangen, da sonst der WG gehemmt wird.

Auch Hörerregungen können die Gesänge auslösen, z. B. den RG des Partners, oder zum Singen stimulieren. Sie sollen, wie ALEXANDER (1960) vermutet, auch an der Kontrolle des eigenen Gesanges beteiligt sein. Die Hörnervenfasern der tibialen Tympanalorgane treten zu einem eigenen Hörnerven zusammen, der dicht neben dem Beinnerven in das Prothorakalganglion einmündet. Die Fasern der Hörhaare auf den Analcerci enden in der Regel im letzten Hinterleibsganglion. Es ist noch ungeklärt, ob und wie viele Fasern der primären Hörneurone direkt zum Gehirn ziehen. Nach HORRIDGE (1960) sollen bei Grillen

und Feldheuschrecken Zwischenneurone existieren, die im Pro- bzw. im Metathorakalganglion die Hörerregung übernehmen und sie höheren Zentren zuleiten. Da nach Ausschaltung der Pilzkörper die Lauterzeugung ausfällt und eine Antwort auf akustische Reizung unterbleibt, muß diese Übertragung der Hörerregung zum Gehirn gefordert werden. Gleiches gilt auch für die Übertragung der Hörimpulse zur Kontrolle des Eigengesanges.

Obgleich die beweisenden Experimente noch fehlen, scheinen die Erregungen der Cercalsensillen für den Warngesang der Männchen, für den WG und die Einnahme der Begattungsstelle wichtig zu sein (vgl. auch Haskell 1953). Ihre Neuriten bilden im letzten Abdominalganglion zahlreiche Synapsen mit dem Riesenfasersystem des abdominalen Bauchmarks (Pumphrey und Rawdon-Smith 1936; Roeder 1948; Cook 1951; Yamasaki und Narahashi 1960). Während der Reizung der Cercalsensillen durch Berührung, Vibration, Luftstöße oder Schall können in den Konnektiven des Bauchmarks Impulssalven registriert werden, die sich nach eigenen Beobachtungen bis zum USG ausbreiten. Es ist daher anzunehmen, daß auslösende und kontrollierende Erregungen aus dem Bereich des Begattungsapparates direkt zum Gehirn übertragen werden. Wir wissen aber noch nicht, wo die Fasern enden und welche Hirnstrukturen mit ihnen gekoppelt sind. Möglicherweise spielt der Cauliculus als Empfangssystem eine Rolle, da die Reizstellen um ihn herum den gG auslösen.

2. Funktion der Pilzkörper im akustischen Verhalten. Die Pilzkörper sind Interneuronsysteme und als Hirnstrukturen der Insekten längst bekannt. Dujardin (1850) war wohl der erste, der ihnen eine entscheidende Rolle bei der Kontrolle und Steuerung des Verhaltens zubilligte. Anatomisch stehen diese Neurone mit nahezu allen Hirnnerven, zentralen Hirngebieten und mit dem Bauchmark in Verbindung.

Die Reizstellen für normale Zirpmuster und für die Singhemmung liegen in den Pilzkörpern beider Seiten oder in der unmittelbaren Umgebung, dort, wo Fasern aus dem Deutocerebrum und der lateralen optischen Region in die Becher und Cauliculi einmünden (Abb. 17a und 35a). Die Beobachtungen über das Verhalten der Grillen nach einseitiger und beidseitiger Ausschaltung dieser Körper, nach Koagulation einzelner Bezirke und während der Reizung, lassen folgende Aussagen zu:

a) *Jede* einen Grillengesang und das zugehörige Verhalten auslösende oder hemmende Erregung aus der Peripherie kann *nur* über Neurone der Pilzkörper auf die motorischen Systeme Einfluß gewinnen. Das heißt, alle im Dienste des akustischen Verhaltens stehenden Sinnesorgane

müssen mit den Pilzkörpern in Verbindung stehen, wenn wir auch heute für viele von ihnen die Bahnen noch nicht kennen.

b) Ein Pilzkörper mit intakten Bahnen zum Zentralkörper und zum Bauchmark und mit unbeschädigten Verbindungen zu den Sinnesorganen einer Seite kann den Ablauf des gesamten akustischen Verhaltens der Grillen und der Feldheuschrecken (HUBER 1960b) sicherstellen. Im Protocerebrum sind daher *zwei* funktionell gleichwertige Systeme vorhanden, wobei der Ausfall des einen, die Arbeitsweise des anderen nicht beeinträchtigt. Dieser Befund stellt uns aber vor die Frage, in welcher Weise die beiden Systeme im Normalverhalten aufeinander abgestimmt werden. Zwei Wege sind denkbar:

α) Eine Abstimmung der synergen Neurone könnte dadurch gewährleistet werden, daß die paarigen Sinnesorgane gleichzeitig und in derselben Weise gereizt zum gleichen Zeitpunkt die Erregungen zu den Pilzkörpern übertragen (periphere afferente Synchronisation). Dagegen sprechen aber die Befunde nach Ausschaltung einer Antenne, eines Cercus oder eines Tympanalorgans. Sie ließen sich dann deuten, wenn die Sinnesorgane beider Seiten mit beiden Pilzkörpern in Verbindung stünden. Eine solche Verknüpfung ist bisher nur für den Tractus olfactorio-globularis nachgewiesen.

β) Eine zweite Möglichkeit zur Abstimmung ist nicht auf die periphere Synchronisation angewiesen. Die Impulse von beiden Pilzkörpern werden nur dann zum thorakalen Bauchmark übertragen, wenn 1. die Daten links und rechts übereinstimmen und 2. wenn für die nachgeschaltete Verrechnungsstelle die Eingangsgröße auf einer Seite Null wird.

c) Eine Reizung der afferenten Hirnbahnen und der Pilzkörper induziert stets „normale" Singrhythmen. Es gibt außerdem keinen Anhaltspunkt dafür, daß ein bestimmtes Pilzkörperareal bei Reizung mit verschiedenen Reizparametern einen anderen Singrhythmus auslöst. Das bedeutet, daß der Hirnort den Typ der Reaktion bestimmt und einzelne Neurone der Pilzkörper mit bestimmten afferenten Fasern verknüpft sind. Daneben gibt es aber Hemmsysteme, die auf die gesamte motorische Tätigkeit des Tieres Einfluß nehmen. Neurone dieser Funktion scheinen in den Pilzkörpern zu überwiegen. Was also von den einzelnen Pilzkörperstellen zu nachgeschalteten Systemen übertragen wird, sind Hemm- und spezifische Auslöserimpulse, die Beginn und Ende der Singbewegung und das dem jeweiligen Gesang zugehörige Verhalten bestimmen. Sie enthalten aber nicht die Information für die Silben- und Versfolge, d. h. für den Rhythmus der Elytrenbewegung. Wäre dies der Fall, so müßten bei Reizung Änderungen in der Rhythmik

beobachtet werden können. Außerdem fordert die spezifische Auslösung eines Gesanges und des Verhaltens eine Hemmung anderer Reaktionen. Eine solche Auswahlhemmung unter dem Einfluß der Afferenz könnte durch zentrale Rückmeldungen über Entladungs- und Ruhezustände der Neurone in den Pilzkörpern vollzogen werden.

d) Die Fasern der Pilzkörperneurone stehen im Bereich der Balken mit dem Zentralkörper, dem Deutocerebrum und dem Bauchmark in Verbindung. Eine lokale Zerstörung dieser Übertragerstellen bedingt ebenfalls den Ausfall der Singbewegung und des akustischen Verhaltens, eine Reizung kann bereits atypische Gesänge induzieren. Das heißt, in diesem Hirnbereich können die Daten zu den thorakalen motorischen Stellen verändert werden.

e) Nach der Ausschaltung der Zellkörper beider Pilzkörper, ohne Verletzung der Stielfasern, verschwindet die Singbewegung ebenfalls. Es ist der Grille also nicht möglich, Impulse, die im Cauliculus auf den Pilzkörper übertragen werden, ohne Zellkörper zum Fasersast im Balken weiterzuleiten. Es existiert kein zentraler „Axonreflex".

3. Funktionen des Zentralkörpers im akustischen Verhalten. Auch der Zentralkörper ist eine längst bekannte Hirnstruktur der Insekten. Man versteht darunter das in der Mitte des Protocerebrums gelegene dichte Neuropilem, in das Fasern der optischen Ganglien, des Deutocerebrums, der Brücke und des Bauchmarks eintreten. Schon die Anatomie charakterisiert ihn als wichtige Schaltstelle.

Der wesentliche Unterschied zwischen einer Reizung der Pilzkörper und des Zentralkörpers besteht darin, daß im Zentralkörper die Singrhythmen verändert werden (atypische Gesänge) und in diesem System keine Hemmstellen gefunden worden sind. Auch über die Funktion dieses Systems kann man heute Aussagen machen:

a) Alle von den Sinnesorganen über die Pilzkörper zum Bauchmark übertragenen Erregungen werden nur unter Mitwirkung der Neurone des Zentralkörpers weitergeleitet. Fällt das System aus, so fehlt das gesamte akustische Verhalten. Wird bei der Halbierung des Gehirnes der Zentralkörper median gespalten, so ist die Erregungsübertragung zum Thorax ebenfalls unterbunden. Die Grille kümmert sich nicht mehr um den Artgenossen (Huber 1955). Das bedeutet: Der Gesang kann nur dann ausgelöst werden, wenn der gesamte Zentralkörper unbeschädigt bleibt. Da die Grille nach der Zerstörung eines Pilzkörpers und nach der Durchtrennung der Konnektivbahn auf der Gegenseite singt, muß die Erregungsverteilung auf beide Bahnen unter der Mitwirkung des Zentralkörpers zustande kommen. Für Faserüberkreuzungen in diesem System gibt die Anatomie genügend Anhaltspunkte (Abb. 18).

b) Die bei der Reizung des Zentralkörpers und der absteigenden Bahnen ausgelösten atypischen Gesänge sprechen für eine Verfälschung der Pilzkörperinformation. Der Rhythmus der Flügelbewegung wird geändert, daher muß er seine nervöse Grundlage in der Entladung der Neurone in der Region des Zentralkörpers haben. Die wesentliche Aufgabe dieses Systems scheint darin zu bestehen, die Entladung der thorakalen Neurone im Rhythmus der Silben- und Versfolge zu steuern. Es ist noch ungeklärt, ob im Zentralkörper nur ein Bezirk für die verschiedenen Erregungsmuster vorhanden ist, der seine Entladungsrhythmik entsprechend dem Befehl der Pilzkörper ändern kann, oder ob für die 3 Gesangsformen 3 Bezirke ausgebildet sind. Für die getrennte Repräsentation spricht der Befund, daß es bisher nicht gelang, durch Änderung des Reizmusters im Pilzkörper einen anderen Gesang auszulösen. Gegen sie spricht die Abänderung des atypischen Gesanges während der poststimulatorischen Phase, wo ein Rhythmus durchlaufen wird, der dem WG und dem gG ähnlich ist. Es ist ferner längst bekannt, daß Grillenmännchen nach einem Kampf vom RG kontinuierlich zum gG übergehen können, und während der Balz gG und WG miteinander abwechseln. Diese Frage muß jedoch in weiteren Versuchen abgeklärt werden.

c) Was nach der Verarbeitung der Erregung in den Pilzkörpern und im Zentralkörper des Gehirnes an Information zum Mesothorakalganglion übertragen wird, sind die Daten für Beginn und Ende der Lauterzeugung und ein Erregungsmuster, welches die thorakalen Neurone im Rhythmus der Silben- und Versfolge entlädt. Dieses Muster ist nicht bekannt und es muß noch geprüft werden, ob es durch ein Reizmuster nachgeahmt werden kann.

4. Ungelöste Probleme der Lauterzeugung bei den Grillen. Die vorliegenden Untersuchungen geben zwar einen Einblick in das komplizierte Zusammenspiel von Sinnesorganen und mehreren zentralen Stellen bei der Kontrolle und Koordination des akustischen Verhaltens, wir kennen aber in keinem Falle die Arbeitsweise der beteiligten Neurone. Über sie kann der Ausschalt- und Reizversuch grundsätzlich keine Antwort geben. Es bleibt daher elektrophysiologischen Untersuchungen vorbehalten, einzelne der in der Diskussion angeschnittenen Fragen zu klären.

Zusammenfassung

Die Arbeit bringt einen Beitrag zur Frage der Beziehungen zwischen Struktur und Funktion des Gehirnes und Ergebnisse über die Leistungen des Gehirnes und anderer Ganglien bei der Kontrolle und der

Koordination der Fortbewegung und des akustischen Verhaltens von *Gryllus campestris* L. und *Acheta domesticus* L. Es wurden die Bewegungs- und Verhaltensweisen während der elektrischen Reizung verschiedener Hirnstellen, nach der Elektrokoagulation der Reizpunkte und nach Eingriffen in die Bauchganglienkette untersucht. Folgende Ergebnisse sind hervorzuheben:

I. Lokomotion. 1. Bei den Grillen kontrollieren die beiden Kopfganglien durch Hemmung und Aktivierung die Lauf-, Sprung- und Flugbewegung. Das Gehirn enthält Neurone, die den Einsatz, die Dauer und die Stärke der Fortbewegung steuern und die Lokomotion mit den Bewegungen der Antennen und Palpen koppeln. Diese Elemente verteilen sich über größere Bezirke des 1. Hirnabschnittes und sind nicht in „Zentren" zusammengefaßt.

2. Die Ortsbewegung und die zugehörigen Bewegungen der Kopfanhänge kommen nach immer kürzerer Latenzzeit in Gang, wenn die Reizelektrode aus den dorsalen (Pilzkörper) und den dorsolateralen Hirngebieten gegen den Zentralkörper und das Deutocerebrum vorgeschoben wird. Gleichzeitig ändert sich auch die Reaktion. Aus einem langsam sich entwickelnden geordneten Verhaltensablauf (Futtersuche) entsteht eine unnatürliche, überstürzte Flucht. Es wird daher vermutet, daß die Pilzkörper zusammen mit den Kopfsinnesorganen an der Koordination des Orientierungsverhaltens beteiligt sind.

3. Es wurde erstmals der direkte Nachweis erbracht, daß die Pilzkörper Hemmneurone für die Lokomotion enthalten.

4. Nach der Koagulation kleiner Bezirke des Gehirnes wird die motorische Tätigkeit des Tieres nicht beeinträchtigt. Fehlen beide Pilzkörper, so steigt die Lauf- und Sprungtätigkeit an (= Wegfall der Hemmung), fällt der Zentralkörper aus, so ist die Laufbewegung herabgesetzt (Wegfall der Aktivierung).

5. Im Gehirn kontrollieren demnach zwei, auch topographisch getrennte Systeme die Lokomotion. Ihre gegenseitigen Beziehungen und ihre Einflußnahme auf das USG werden diskutiert (Schema Abb. 36).

6. Der bei der Reizung ausgelösten Ortsbewegung überlagert sich vielfach eine Richtungsabweichung, die durch Wenden der Fühler angezeigt wird. Der Drehwinkel nimmt mit steigender Reizstärke bis zur Rotation auf der Stelle zu. Nach Abklingen des Reizes kehrt das Tier in die Ausgangslage zurück, wobei es nicht selten eine Drehung zur Gegenseite durchführt.

7. Reizstellen in den lateralen Hirngebieten lösen eine während des gesamten Versuches gleichbleibende Richtungsänderung aus, bei Erregung im mittleren Hirnbereich wechselt das Tier die Laufrichtung

mehrfach. Jede Hirnhälfte enthält Punkte für ipsi- und kontraversives Wenden. Von hier aus muß die Dreherregung auf im einzelnen noch unbekannten Bahnen zu den thorakalen Stellen beider Körperseiten gelangen. Werden diese Systeme zerstört, so resultiert nur bei großen Läsionen eine Abweichung im Gegensinne, die jedoch überraschend schnell kompensiert werden kann.

8. In der Diskussion werden Vorstellungen über die Zusammenarbeit beider Hirnhälften und die Bedeutung der Afferenz bei der Steuerung der Laufrichtung besprochen (s. S. 114).

II. Singbewegung und akustisches Verhalten. 1. Bei der Singbewegung der Grillen arbeiten das Gehirn und das 2. Thorakalganglion zusammen. Beide Ganglien stehen durch 2 Konnektivbahnen miteinander in Verbindung, auf denen die Erregungen vom Gehirn zum Thorax geleitet werden. Eine Bahn reicht zur Auslösung und Koordination der Singbewegung aus.

2. Das Mesothorakalganglion beherbergt alle Neurone und die Schaltung für die Koordination der 28 beim Singen beteiligten Muskeln. Isoliert vom Gehirn kann es bei Reizung der Sinnesorgane auf den Elytren oder bei elektrischer Erregung bestimmter Bezirke im Neuropilem eine rhythmische Elytrenbewegung auslösen, wobei Flügelstellung und Bewegungsfolge gegenüber den normalen Gesängen geändert sind. Nach Halbierung des Ganglions wird die Zusammenarbeit der beiden Elytren beim Singen unterbunden. Es werden 2 Möglichkeiten der Verknüpfung der thorakalen Neurone diskutiert (s. S. 116 und Abb. 37).

3. Bei elektrischer Reizung bestimmter Pilzkörperareale und einmündender afferenter Bahnen, z. B. des Tractus olfactorio-globularis, wurden Gesänge ausgelöst, die in der Silben- und Versfolge den gewöhnlichen und Rivalengesängen der Grillen entsprechen. Andere Bezirke in diesen Systemen hemmen die Singbewegung selektiv oder setzen die gesamte motorische Aktivität herab.

4. Bei lokaler Reizung des Zentralkörpers und absteigender Hirnbahnen traten abnorme Gesänge auf. Die Männchen hoben die Elytren nur wenig vom Körper ab und bewegten sie mit geringer Amplitude und hoher Schlagzahl gegeneinander. Die erzeugten Schwirrlaute hatten keine Ähnlichkeit mit den normalen Singrhythmen.

5. Die Ergebnisse der Reizung und Ausschaltung führen zu folgendem Funktionszusammenhang der 3 Stellen: Pilzkörper, Zentralkörper und Mesothorakalganglion (Abb. 38). Die Pilzkörper verarbeiten alle gesangsauslösenden und hemmenden Erregungen und bestimmen zusammen mit den Antennen, Cerci, Hörorganen und Rezeptoren des Genital-

apparates a) Beginn und Ende der Lauterzeugung, b) Auftreten oder Fehlen bestimmter Gesangsformen und c) den Gesangstyp. Ein Pilzkörper kann alle diese Aufgaben auch allein übernehmen und neben der Lauterzeugung Kampf und Balz der Grillen steuern.

Die Übertragung der Pilzkörpererregung auf Neurone des Bauchmarks ist nur unter Zwischenschaltung des Zentralkörpers möglich. Seine Neurone übersetzen die Pilzkörperinformation „Gesangstyp" in ein Erregungsmuster, welches die Folge der Elytrenbewegungen bestimmt. Die normale Entladung dieser Neurone wird bei der Reizung gestört und entsprechend treten abnorme Lautäußerungen auf. Im Zentralkörper werden die Singbefehle beider Pilzkörper verrechnet und auf beide Konnektivbahnen übertragen.

Das thorakale System steuert im Takt der zugeführten Erregung die Motoneurone beider Ganglienhälften und über sie die Tätigkeit der Singmuskeln. Hier findet eine Erregungsverteilung statt, die nach Halbierung des Ganglions unterbunden wird.

Literatur

Alexander, R. D.: The taxonomy of the field crickets of the eastern United States (Orthoptera: Gryllidae: Acheta). Ann. Ent. Soc. Amer. **50**, 584—602 (1957a).

— Sound production and associated behavior in insects. Ohio J. Sci. **57**, 101—113 (1957b).

— The song relationships of four species of ground crickets (Orthoptera: Gryllidae: Nemobius). Ohio J. Sci. **57**, 153—163 (1957c).

— Sound communication in Orthoptera and Cicadidae. Animal Sounds (Lanyon and Tavolga ed.). Symp. The American Institute of Biological Sciences 1960.

— Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets. Behaviour (in press).

—, and E. S. Thomas: Systematic and behavioral studies on the crickets of the Nemobius fasciatus group (Orthoptera: Gryllidae: Nemobiinae). Ann. Ent. Soc. Amer. **52**, 591—605 (1959).

Auger, D., et A. Fessard: Recherches sur l'excitabilité du système nerveux des insectes. C. R. Soc. Biol. (Paris) **99**, 305 (1928).

— — Observations complémentaires sur un phénomène de contractions rhythmées provoquées par excitation galvanique chez certains insectes. C. R. Soc. Biol. (Paris) **101**, 897 (1929).

Autrum, H. J.: Über Lautäußerung und Schallwahrnehmung bei Arthropoden. II. Das Richtungshören von Locusta und Versuch einer Hörtheorie für Tympanalorgane vom Locustidentyp. Z. vergl. Physiol. **28**, 326—352 (1940).

— Über Gehör und Erschütterungssinn bei Locustiden. Z. vergl. Physiol. **28**, 580—637 (1941).

— Schallempfang bei Tier und Mensch. Naturwissenschaften **30**, 69—85 (1942).

— Analyse physiologique de la recéption des sons chez les Orthoptères. In L'acoustique des Orthoptères. INRA (Paris) 338—355 (1954).

BALDUS, K.: Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen der Insekten. Z. vergl. Physiol. **6**, 99—149 (1927).

BETHE, A.: Vergleichende Untersuchungen uoer die Funktion des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch. ges. Physiol. **68**, 449—545 (1897).

BULLOCK, TH.: The invertebrate neuron junction. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **17**, 267—273 (1952).

— Neuronal integrative mechanism. Rec. Adv. Invertebrate Physiology. Univ. Oregon Publ., Oregon, p. 1—20, 1957.

BURKHARDT, D.: Die Übertragereigenschaften elektrophysiologischer Versuchsanordnungen. Z. Biol. **109**, 297—324 (1957).

BURTT, E. T., and W. T. CATTON: Electrical responses to visual stimulation in the optic lobe of the locust and certain other insects. J. Physiol. (Lond.) **133**, 68—88 (1956).

— — Transmission of visual responses in the nervous system of the locust. J. Physiol. (Lond.) **146**, 492—515 (1959).

BUSNEL, M. C.: Contribution a l'étude des émissions acoustiques des Orthoptères. I. Mem. Recherches sur les spectres de fréquence et sur les intensités. Ann. Epiphyt. **3**, 333—421 (1953).

— Étude des chants et du comportement acoustique d'Oecanthus pellucens Scop. L'acoustique des Orthoptères. INRA (Paris) 175—202 (1955).

BUSNEL, R. G.: L'acoustique des Orthoptères. INRA (Paris) (1955).

—, et B. DUMORTIER: Étude des caractères du signal du sifflet de Galton provoquant la phonotaxie de la ♀ d'Ephippiger bitterensis. C. R. Soc. Biol. (Paris) **148**, 1751—1754 (1954).

—, et W. LOHER: Recherche sur le comportement des divers Acridoides males soumis à des stimuli acoustiques artificiel. C. R. Acad. Sci. (Paris) **237**, 1557—1559 (1953).

— — Sur l'étude du temps de la response au stimulus acoustique artificiel chez les Chorthippus et la rapidité de l'integration du stimulus. C. R. Soc. Biol. (Paris) **148**, 862—865 (1954).

— — Recherches sur les actions de signaux acoustiques artificiels sur le comportement de divers Acridinae. In l'acoustique des Orthoptères. INRA (Paris) 365—394 (1955).

COOK, P. M.: Observations on giant fibres of the nervous system of Locusta migratoria. Quart. J. micr. Sci. **92**, 297—305 (1951).

DIECKE, F.: Die „Akkomodation" des Nervenstammes und des isolierten Ranvierschen Schnürringes. Z. Naturforsch. **9b**, 713—729 (1954).

— Nervenphysiologie. Fortschr. Zool. **11**, 208—244 (1958).

DUJARDIN, F.: Memoires sur le système nerveux des insectes. Ann. Sci. natur. Zool. **14** (1850).

ECCLES, J. C.: The responses of motoneurons. Brit. med. Bull. **6**, 304—311 (1950).

— The neurophysiological basis of mind. Oxford: Clarendon Press 1953.

— The physiology of nerve cells. Oxford: University Press 1957.

EWING, H. Z.: The functions of the nervous system with special regard to respiration in Acrididae. Kansas Univ. Sci. Bull. **2**, 305—319 (1904).

FABER, A.: Ausdrucksbewegung und besonders Lautäußerung bei Insekten als Beispiel für eine vergleichend-morphologische Betrachtung der Zeitgestalten. Verh. Zool. Ges. Freiburg. Zool. Anz. **46**, 106—115 (1952).

— Laut- und Gebärdensprache bei Insekten. Mitt. Staatl. Museum Stuttgart 1953.

Faber, A.: Über parallele Abänderungen bei Lautäußerungen von Grylliden. Stuttgarter Beitr. Naturk. **1**, 1—28 (1957).

Fraenkel, G.: Untersuchungen über die Koordination von Reflexen und automatisch nervösen Rhythmen bei Insekten. I. Die Flugreflexe der Insekten und ihre Koordination. Z. vergl. Physiol. **16**, 371—393 (1932).

Hagiwara, S., and A. Watanabe: Discharges in motoneurons of cicada. J. cell. comp. Physiol. **47**, 415—428 (1956).

Hanström, B.: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin: Springer 1928.

— Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. Berlin: Springer 1940.

Haskell, P. T.: The stridulation behaviour of the domestic cricket. Brit. J. Anim. Behav. **1**, 120—121 (1953).

— Hearing in certain Orthoptera. I. Physiology of sound receptors. II. The nature of the response of certain receptors to natural and imitation stridulation. J. exp. Biol. **33**, 756—776 (1956).

Hess, W. R.: Stammganglien-Reizversuche. Vortr. Dtsch. Physiol. Ges. Bonn. Ber. ges. Physiol. **42**, 554 (1928).

— Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes. 1. Teil: Methodik der lokalisierten Reizung und Ausschaltung subcorticaler Hirnabschnitte. Leipzig: Georg Thieme 1932.

— Die funktionelle Organisation des vegetativen Nervensystems. Basel: Benno Schwabe 1948.

— Das Zwischenhirn: Syndrome, Lokalisationen, Funktionen, 2. Aufl. Basel: Benno Schwabe 1954. Dort ausführliches Literaturverzeichnis.

Hörmann, S. v.: Untersuchungen über den Erbgang einiger Verhaltensweisen bei Grillenbastarden. Z. Tierpsychol. **14**, 137—183 (1957).

Holst, E. v.: Zwei Versuche zum Hirnproblem der Arthropoden. Pflügers Arch. ges. Physiol. **234**, 7 (1934).

— Die Koordination der Bewegung bei den Arthropoden in Abhängigkeit von zentralen und peripheren Bedingungen. Biol. Bull. **10**, 234—261 (1935).

— Die Auslösung von Stimmungen bei Wirbeltieren durch punktförmige elektrische Erregung des Stammhirnes. Naturwissenschaften **44**, 549—551 (1957).

— Zentralnervensystem. Fortschr. Zool. **11**, 245—275 (1958).

—, und U. v. Saint Paul: Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwiss. **47**, 409—422 (1960).

Horridge, G. A.: Pitch discrimination in Orthoptera (Insecta) demonstrated by responses of central auditory neurones. Nature (Lond.) **185**, 623—624 (1960).

Huber, F.: Verhaltensstudien am Männchen der Feldgrille (*Gryllus campestris* L.) nach Eingriffen am Zentralnervensystem. Verh. Zool. Ges. Freiburg. Zool. Anz. **46**, 138—149 (1952).

— Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von *Gryllus campestris* L. Z. Tierpsychol. **12**, 12—48 (1955a).

— Über die Funktion der Pilzkörper (Corpora pedunculata) beim Gesang der Keulenheuschrecke *Gomphocerus rufus* L. (Acridüdae). Naturwissenschaften **42**, 566—567 (1955b).

— Elektrische Reizung des Insektengehirnes mit einem Impuls- und Rechteckgenerator. Industrie-Elektronik **2**, 17—20 (1957).

— Auslösung von Bewegungsmustern durch elektrische Reizung des Oberschlundganglions bei Orthopteren (Saltatoria: Gryllidae, Acridiidae). Verh. Zool. Ges. Münster. Zool. Anz. Suppl. **23**, 248—269 (1959).

HUBER, F.: Experimentelle Untersuchungen zur nervösen Atmungsregulation der Orthopteren (Saltatoria: Gryllidae). Z. vergl. Physiol. **43**, 359—391 (1960a).

— The role of the CNS in the co-ordination and control of sound production in Orthoptera. In L'acoustique animal (1960b, im Druck).

HUGHES, G. M.: Differential effects of direct current on insect ganglia. J. exp. Biol. **29**, 387—402 (1952).

— The co-ordination of insect movements. I. The walking movements of insects. J. exp. Biol. **29**, 277—284 (1952).

— The effect of limb amputation and the cutting of commissures in the cockroach (Blatta orientalis). J. exp. Biol. **34**, 306—333 (1957).

HUNSPERGER, R. W.: Affektreaktionen auf elektrische Reizung im Hirnstamm der Katze. Helv. physiol. pharmacol. Acta **11**, 70—92 (1956).

JACOBS, W.: Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Beih. 1 z. Z. Tierpsychol. 1953.

JUNG, R.: Allgemeine Neurophysiologie. Die Tätigkeit des Nervensystems. In Handbuch der inneren Medizin, Bd. V/1, S. 1—162. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953.

KATSUKI, Y., and N. SUGA: Neural mechanism of hearing in insects. J. exp. Biol. **37**, 279—290 (1960).

KEILBACH, R.: Über asymmetrische Flügellage bei Insekten und ihre Beziehungen zu anderen Asymmetrien. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **29**, 1—44 (1935).

KHALIFA, A.: The mechanism of insemination and the mode of action of the spermatophore in *Gryllus domesticus*. Quart. J. micr. Sci. **90**, 281—292 (1949).

KHALIFA, A.: Sexual behaviour in *Gryllus domesticus* L. Behaviour **2**, 264—274 (1950).

LOTTERMOSER, W.: Aufnahme und Analyse von Insektenlauten. Acustica **2**, 66—71 (1952).

MAYNARD, D. M.: Electrical activity in the cockroach cerebrum. Nature (Lond.) **117**, 529—530 (1956).

OBERHOLZER, R. J. H., u. F. HUBER: Methodik der elektrischen Reizung und Ausschaltung im Oberschlundganglion (Gehirn) nichtnarkotisierter Grillen (*Acheta domesticus* L. und *Gryllus campestris* L.). Helv. physiol. pharmacol. Acta **15**, 185—192 (1957).

PASQUINELLY, F., et M. C. BUSNEL: Études préliminaires sur les mecanismes de la production des sons par les Orthoptères. In L'acoustique des Orthoptères. INRA (Paris) 145—153 (1955).

PIERCE, G. W.: The songs of insects. Cambridge: Harvard University Press 1949.

PRINGLE, J. W. S.: Proprioreception in insects. I. A new type of mechanical receptor from the palps of the cockroach. II. The action of the campaniform sensilla on the legs. J. exp. Biol. **15**, 101—131 (1938).

— III. The function of the hair sensilla at the joints. J. exp. Biol. **15**, 467—473 (1938).

— The reflex mechanism of the insect leg. J. exp. Biol. **17**, 8—17 (1940).

— A physiological analysis of cicada song. J. exp. Biol. **31**, 525—560 (1954).

— Myogenic rhythms. Rec. Adv. Invertebrate Physiology. Univ. Oregon Publ., Oregon, p. 99—115, 1957.

PRINGLE, J. W. S.: Insect flight. Cambridge University Press 1957.

PUMPHREY, R. J.: Synchronised action potentials in the cercal nerve of the cockroach *(Periplaneta americana)* in response to auditory stimuli. J. Physiol. (Lond.) **87**, 4—5 (1936).

Pumphrey, R. J.: Frequency discrimination in insects. A new theory. Nature (Lond.) **143**, 806 (1939).

— Hearing in insects. Biol. Rev. **15**, 107—132 (1940).

—, and A. F. Rawdon-Smith: Hearing in insects: The nature of the responses of certain receptors to auditory stimuli. Proc. roy. Soc. B **121**, 18—27 (1936).

Regen, J.: Über die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. Pflügers Arch. ges. Physiol. **155**, 193—200 (1913).

Roeder, K. D.: The control of tonus and locomotor activity in the praying mantis (*Mantis religiosa* L.). J. exp. Zool. **76**, 353—374 (1937).

— Organisation of the ascending giant fiber system in the cockroach (*Periplaneta americana*). J. exp. Zool. **108**, 243—262 (1948).

— Insect physiology. XVII. Electrical activity in nerves and ganglia. XVIII. Reflex activity and ganglion function, p. 423—487. New York 1953.

— Spontaneous activity in the last abdominal ganglion and sexual activity in insectes. Abstr. Soc. Proc. Amer. J. Physiol. **183**, 656 (1955).

Roy-Noel, J.: Contribution a l'étude de l'appareil musical des Orthoptères ensiferes. Ann. Sci. natur., Zool. **11**, 65—83 (1954).

Schwartzkopff, J.: Vergleichende Physiologie des Gehörs. Fortschr. Zool. **12**, 206—264 (1960).

Stärk, A. A.: Untersuchungen am Lautorgan einiger Grillen- und Laubheuschrekkenarten, zugleich ein Beitrag zum Rechts-Links-Problem. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **77**, 9—50 (1958).

Ten Cate, J.: Physiologie der Gangliensysteme der Wirbellosen. Ergebn. Physiol. **33**, 137—336.

Vowles, D. M.: The function of the corpora pedunculata in bees and ants. Brit. J. Anim. Behav. **2**, 116 (1954).

Walker, Th. J.: Specifity in the response of female tree crickets to calling songs of the males. Ann. entomol. Soc. Amer. **50**, 626—636 (1957).

Weiant, E. A.: Control of spontaneous activity in certain efferent nerve fibers from the metathoracic ganglion of the cockroach, *Periplaneta americana*. X. Internat. Congr. Entomol. **2**, 81—82 (1958).

Weis Fogh, T.: An aerodynamic sense organ stimulating and regulating flight in locusts. Nature (Lond.) **164**, 873—874 (1949).

— Biology and physics of locust flight. IV. Notes on sensory mechanisms in locust flight. Phil. Trans. B **239**, 553—584 (1956).

Wiersma, C. A. G.: Repetitive discharges of motor fibers caused by a single impulse in giant fibers of the crayfish. J. cell. comp. Physiol. **40**, 399—420 (1952).

— Neurons of Arthropods. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **17**, 155—165 (1953).

— Neural transmission in invertebrates. Physiol. Rev. **33**, 326—355 (1953).

— The central representation of sensory stimulation in the crayfish. J. cell. comp. Physiol. **46**, 307—326 (1955).

— On the functional connections of single units in the central nervous system of the crayfish, *Procambarus* Clarkii Girard. J. comp. Neurol. **110**, 421—471 (1958).

—, and E. G. Boettiger: Unidirectional movement fibers from a proprioreceptor organ of the crab, *Carcinus maenas*. J. exp. Biol. **36**, 102—112 (1959).

Wiersma, C. A. G., and S. H. Ripley: Innervation patterns of crustacean limbs. Physiol. comp. ('s-Grav.) **2**, 391—405 (1952).

—, and W. Schalleck: Potentials from motor roots of the crustacean central nervous system. J. Neurophysiol. **10**, 323—329 (1947).

—, and R. S. Turner: The interaction between the synapses of a single motor fiber. J. gen. Physiol. **34**, 137—145 (1950).

Yamasaki, T., and T. Narahashi: Synaptic transmission in the last abdominal ganglion of the cockroach. J. insect Physiol. **4**, 1—13 (1960).

Yeager, J. F., and H. H. Knight: Blood coagulation in certain insects. Ann. entomol. Soc. Amer. **26**, 591—602 (1933).

Zawarzin, A.: Histologische Studien über Insekten. VI. Zur Morphologie der Nervenzentren. Das Bauchmark der Insekten. Z. wiss. Zool. **122**, 323—424 (1924b).

Zippelius, H. M.: Die Paarungsbiologie einiger Orthopterenarten. Z. Tierpsychol. **6**, 372—390 (1949).

Doz. Dr. F. Huber,
Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen, Hölderlinstr. 12

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Knappe, klare Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text; sie sind auf einem gesonderten Blatt dem Manuskript beizufügen. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

Die *Beschriftung* der Abbildungen mit Buchstaben und/oder Ziffern erfolgt durch den Verlag. Die Hinweise hierfür sollen keinesfalls in der Abbildung selbst, sondern auf einem darüberliegenden, transparenten Deckblatt angegeben werden. Dort sind auch Abstriche oder gewünschte Bildausschnitte zu bezeichnen. Hinweispfeile oder -linien sind ebenfall auf dem Deckblatt anzubringen, wobei die Endpunkte durch Einstich mit einer feinen Nadel auf der darunterliegenden Originalvorlage fixiert werden sollen. Es empfiehlt sich ferner, auf dem Deckblatt wichtige Abbildungspartien zu kennzeichnen, damit die Kunstanstalt bei der Ätzung ihr besonderes Augenmerk darauf richten kann.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

Wiersma, C. A. G., and S. H. Ripley: Innervation patterns of crustacean limbs. Physiol. comp. ('s-Grav.) **2**, 391—405 (1952).

—, and W. Schalleck: Potentials from motor roots of the crustacean central nervous system. J. Neurophysiol. **10**, 323—329 (1947).

—, and R. S. Turner: The interaction between the synapses of a single motor fiber. J. gen. Physiol. **34**, 137—145 (1950).

Yamasaki, T., and T. Narahashi: Synaptic transmission in the last abdominal ganglion of the cockroach. J. insect Physiol. **4**, 1—13 (1960).

Yeager, J. F., and H. H. Knight: Blood coagulation in certain insects. Ann. entomol. Soc. Amer. **26**, 591—602 (1933).

Zawarzin, A.: Histologische Studien über Insekten. VI. Zur Morphologie der Nervenzentren. Das Bauchmark der Insekten. Z. wiss. Zool. **122**, 323—424 (1924b).

Zippelius, H. M.: Die Paarungsbiologie einiger Orthopterenarten. Z. Tierpsychol. **6**, 372—390 (1949).

Doz. Dr. F. Huber,
Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen, Hölderlinstr. 12

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Knappe, klare Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text; sie sind auf einem gesonderten Blatt dem Manuskript beizufügen. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

Die *Beschriftung* der Abbildungen mit Buchstaben und/oder Ziffern erfolgt durch den Verlag. Die Hinweise hierfür sollen keinesfalls in der Abbildung selbst, sondern auf einem darüberliegenden, transparenten Deckblatt angegeben werden. Dort sind auch Abstriche oder gewünschte Bildausschnitte zu bezeichnen. Hinweispfeile oder -linien sind ebenfall auf dem Deckblatt anzubringen, wobei die Endpunkte durch Einstich mit einer feinen Nadel auf der darunterliegenden Originalvorlage fixiert werden sollen. Es empfiehlt sich ferner, auf dem Deckblatt wichtige Abbildungspartien zu kennzeichnen, damit die Kunstanstalt bei der Ätzung ihr besonderes Augenmerk darauf richten kann.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

Einführung in die Physiologie des Menschen

Von Hermann Rein †

Dreizehnte und vierzehnte neubearbeitete Auflage

Herausgegeben von Dr. Max Schneider,

o. Professor der Physiologie, Direktor des Instituts für normale und pathologische Physiologie der Universität Köln

Mit 493 Abbildungen. XII, 765 Seiten Gr.-8°. 1960. Ganzleinen DM 59,60

INHALTSÜBERSICHT

Die sogenannte vegetative Physiologie: Blut. Herz. Blutkreislauf. Atmung. Energiehaushalt. Wärmehaushalt. Ernährung. Verdauung. Niere. Salz-Wasserhaushalt. Stofftransport. Drüsen mit innerer Sekretion · Die sogenannte animalische Physiologie: Peripheres Nervensystem. Muskel. Rückenmark. Peripheres vegetatives Nervensystem. Hirnstamm. Zwischenhirn und Stammganglien. Kleinhirn. Großhirn · Die Physiologie der Sinnesorgane: Allgemeine Sinnesphysiologie. Die somato-viscerale Sensibilität. Der Geschmackssinn. Der Geruchssinn. Das Gehör. Der Gesichtssinn · Sachverzeichnis.

AUS DEN BESPRECHUNGEN DER ZWÖLFTEN AUFLAGE

„Es bleibt bemerkenswert, daß es dem Verfasser gelungen ist, in der kurzen zur Verfügung stehenden Zeit da und dort, wo in der elften Auflage noch Unebenheiten existierten, ausgleichend einzugreifen und dieses wertvolle Lehrbuch der raschen Entwicklung der Physiologie nachzuführen. Das Lehrbuch von Rein-Schneider ist im deutschen Sprachgebiet das führende Lehrbuch der Physiologie und gerade die rasche Folge der Auflagen und die große Aufgeschlossenheit von Max Schneider machen es möglich, daß dieses Buch immer aktuell bleibt. In diesem Bestreben sind Autor und Verlag gleichgestimmt, und dazu kann man nur gratulieren." *Berichte über die ges. Biologie*

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A G., Würzburg
Printed in Germany